

G-Th. 9888.

**RIJKSUNIVERSITEIT GENT**  
FAKULTEIT VAN DE WETENSCHAPPEN

---

AKADEMIEJAAR 1985-1986

## **GENERA CYPERACEARUM**

Een bijdrage tot de kennis van de morfologie, systematiek  
en fylogenese van de Cyperaceae-genera

DOOR

**PAUL GOETGHEBEUR**

PROEFSCHRIFT INGEDIEND TOT HET BEHALEN VAN DE GRAAD VAN  
DOCTOR IN DE WETENSCHAPPEN (GROEP PLANTKUNDE)

PROMOTOR: PROF. DR. P. VAN DER VEKEN

BIBL. UNIV.  
GENT

1986.B.188...





Rijksuniversiteit Gent  
Fakulteit van de Wetenschappen

---

Akademiejaar 1985-1986

Genera Cyperacearum

Een bijdrage tot de kennis van de morfologie, systematiek  
en fylogenese van de Cyperaceae-genera

door

Paul Goetghebeur

Proefschrift ingediend tot  
het behalen van de graad van  
Doctor in de Wetenschappen  
(groep Plantkunde)

Promotor: Prof. Dr. P. Van der Veken



"Diese Gewächse verrathen durch ihren einfachen Bau, durch den Mangel an eigentlichen Blüten, durch die dreifache Zahl und durch die Frucht ihre Unvollkommenheit."

(SPRENGEL 1817: 130)

"It is a shame indeed to realize that we taxonomists have not prepared, in the 200 years which have elapsed since Linnaeus's time, anything like a series of generic works, for the various temperate and tropical regions of the world."

(VERDOORN 1953: 93)



## INHOUDSTAFEL

---

Inhoudstafel . . . . .	.III
Ten geleide. . . . .	IX
Een woord van dank . . . . .	XI

# 1. OVERZICHT VAN DE POGINGEN TOT KLASSEFIKATIE EN HUN PROBLEMEN

Inleiding . . . . .	.1
A. Herkennen van de sex-grens . . . . .	.1
B. Geleidelijke stabilisatie van enkele tribus. . . . .	.3
C. Op weg naar een natuurlijke klassifikatie. . . . .	.5
D. Fylogenetische beschouwingen o.i.v. de pseudanthium theorie. . . . .	.7
E. Moeilijk te klasseren of onnatuurlijke systemen. . . . .	.7

# 2. HET BLOEMGESTEL EN DE BLOEMETJES

A. Makro- en mikrostructuur van het bloemgestel . . . . .	.9
*1. Inleiding. . . . .	.9
*2. Drie basispatronen . . . . .	11
*3. Secundaire verschillen . . . . .	12
*4. Semofyletische typologie . . . . .	13
*5. De voorgestelde bloeitypologie . . . . .	17
*6. Sleutel tot het bepalen van het bloemgesteltype. . . . .	22
B. Over aartjes en bloemetjes . . . . .	25
*1. Inleiding. . . . .	25
*2. Enige theorieën. . . . .	27
a) Cymeuse versus racemeuse aartjes. . . . .	27
b) Euanthium versus pseudanthium . . . . .	29
. Bentham . . . . .	30
. Mattfeld. . . . .	31
. Holttum . . . . .	33
. Kern. . . . .	35
. Schultze-Motel. . . . .	36
. Kukkonen. . . . .	36
c) Koyama. . . . .	37
*3. Het grote probleem . . . . .	41
*4. De oplossing: gonofyllen en anthoïden. . . . .	42

C. Werkwijze, terminologie en problemen . . . . .	45
*1. Werkwijze. . . . .	45
*2. Terminologie . . . . .	47
a) Makrobloemgestel. . . . .	47
b) Aartje. . . . .	49
c) Bloemetje . . . . .	51
*3. Problemen en bijzondere gevallen . . . . .	52
a) Tandem vertakkingspatroon . . . . .	52
b) Doorlopende tristichie: seriale homologie . . . . .	52
c) Spirotristichie . . . . .	53
d) Stand van de glumae . . . . .	53
e) Bractea en gluma. . . . .	55
f) Aan- en afwezigheid van het aartjesprofyl . . . . .	55
g) Bloemdiagram: empirisch versus teoretisch? . . . . .	56
h) Dimerisatie van het ovarium . . . . .	57
i) Basikarpie. . . . .	59

### 3. EMBRYOGRAFISCHE STUDIE

A. Morfologische waarde van de diverse onderdelen . . . . .	63
B. Werkwijze en terminologie. . . . .	71
C. Problemen bij het opstellen van een typologie. . . . .	73
*1. De stand van zaken tot 1965. . . . .	73
*2. De typologische problemen vanaf 1965 . . . . .	75
*3. Wat is de taxonomische waarde van het embryografisch argument? . . . . .	80
D. Embryografische typologie en semofylese. . . . .	83
E. Sleutel tot het bepalen van de embryotypes . . . . .	91

### 4. VEGETATIEVE ANATOMIE

A. Typologie: de grote drie . . . . .	93
*1. Omschrijving . . . . .	93
*2. Ontdekking en waardering . . . . .	95
*3. Problemen. . . . .	99
a) Homologie en terminologie van de vaatbundelscheden. . . . .	99
b) Het chlororhynchosporoïde type. . . . .	102
c) Gekorreleerde fysiologische processen? . . . . .	103

B. Secundaire kenmerken . . . . .	.104
*1. Beharing . . . . .	.105
*2. Stomata. . . . .	.105
*3. Siliciumafzettingen in de epidermis. . . . .	.106
*4. Bladomtrek . . . . .	.107
*5. Bouw van de chlorenchymcellen. . . . .	.107
*6. Luchtholten in blad en stengel . . . . .	.108

## 5. ANDERE GEGEVENS

Inleiding . . . . .	.109
A. Karyologie . . . . .	.110
B. Parasitologie. . . . .	.113
C. Palynologie. . . . .	.116
D. Kiemplant. . . . .	.117
E. Fossielen. . . . .	.118
F. Chemotaxonomie . . . . .	.119
G. Fytogeografie. . . . .	.120

## 6. AFFINITEITEN BINNEN DE 'MONOCOTYLEN'

A. Affiniteiten met de Pandanales . . . . .	.123
B. Affiniteiten met de Poales . . . . .	.124
C. Affiniteiten met de Juncales . . . . .	.125
*1. Habitus. . . . .	.127
*2. Anatomie . . . . .	.127
*3. Bloeimorfologie. . . . .	.127
*4. Mikrosporogenese . . . . .	.128
*5. Megasporogenese. . . . .	.128
*6. Embryogenese . . . . .	.128
*7. Cytologie-karyologie . . . . .	.128
*8. Parasitisme. . . . .	.129

7. VOORGESTELDE SUPRAGENERISCHE KLASSIFIKATIE

A. Taxonomische grenzen of: grenzen aan de taxonomie. . . . .	.131
Inleiding. . . . .	.131
*1. Genus. . . . .	.132
*2. Tribus en subfamilie . . . . .	.138
*3. Een illustratief probleem. . . . .	.139
B. Een cladistische benadering. . . . .	.141
* Plesiomorfe en apomorfe kenmerktoestanden. . . . .	.145
* Cladogrammen . . . . .	.155
C. Distributie van de kenmerktoestanden . . . . .	.187
D. Sleutel tot de subfamilies en tribus . . . . .	.204
E. Bespreking van de subfamilies. . . . .	.207
* Mapanioideae . . . . .	.207
* Cyperoideae. . . . .	.209
* Sclerioideae . . . . .	.213
* Caricoideae. . . . .	.214

8. SYSTEMATISCHE BESPREKING VAN DE GENERA

Overzicht van de tribus . . . . .	.217
Toelichting . . . . .	.218
A. Mapanioideae	
1. Hypolytreae. . . . .	.219
2. Chrysitricheae . . . . .	.271
B. Cyperoideae	
3. Scirpeae . . . . .	.295
4. Fuireneae. . . . .	.341
5. Eleocharideae. . . . .	.375
6. Abildgaardieae . . . . .	.399
7. Ficinieae. . . . .	.445
8. Cypereae . . . . .	.477
9. Dulichieae . . . . .	.633
10. Arthrostylideae. . . . .	.651
11. Rhynchosporae . . . . .	.677
12. Schoeneae. . . . .	.697
C. Sclerioideae	
13. Cryptangieae . . . . .	.917
14. Trilepideae. . . . .	.951
15. Sclerieae. . . . .	.979
16. Bisboeckelereae. . . . .	1001
D. Caricoideae	
17. Cariceae . . . . .	1041



9. NOMINA GENERICA INVALIDA, DUBIA ATQUE EXCLUDENDA

A. Nomina generica invalida . . . . .	1091
B. Nomina generica dubia. . . . .	1097
C. Nomina generica excludenda . . . . .	1102

10. SAMENVATTING . . . . . 110311. REFERENTIELIJST. . . . . 110712. INDEX NOMINUM GENERICORUM (CYPERACEARUM)

Abildgaardia. . . . .	1155
Zosterospermon. . . . .	1164



## Ten geleide

Op aanraden van mijn promotor ben ik zo'n 12 jaar geleden gestart met de studie van de familie Cyperaceae, die duidelijk veel te bieden had aan een morfosystematisch gericht onderzoeker. Door een nu al klassiek geworden embryografisch werk heeft VAN DER VEKEN (1965) een beslissende stoot gegeven aan een vernieuwd en merkkelijk verbeterd inzicht in de verwantschappen tussen de diverse Cyperoideae-genera, die ook meer homogeen konden worden gemaakt. Op grond van dit nieuw kenmerk, dat in hoge mate gekorreleerd bleek met andere morfologische, anatomische en biochemische kenmerken kon door RAYNAL (1973) een bijzonder bevredigend fylogenetisch schema voor deze onderfamilie worden voorgesteld.

Om deze reden, en omwille van de aanwezigheid van een jarenlange ervaring op het laboratorium (VAN DER VEKEN 1965, VERBELEN 1969, VANHECKE 1970, VAN DER LINDEN 1971, VAN BERGEN 1977) lag het voor de hand, in de lijn der verwachtingen om deze voor de systematiek bijzonder relevante embryografische gegevens voor zoveel mogelijk kritische taxa te bepalen, in de hoop om hiermee ook binnen andere onderfamilies gelijkwaardige resultaten te behalen.

Onder invloed van een eerste deelproject, een revisie van het genus Ascolepis, ben ik echter een andere weg opgegaan. De soorten van dit eerder kleine Afrikaanse genus bezitten nl. een bijzonder sterk vereenvoudigd en samengetrokken bloemgestel met opvallend gedifferentieerde kafjes. Deze structuren hebben aanleiding gegeven aan behoorlijk uiteenlopende interpretaties (GOETGHEBEUR 1977: 436-438), als gevolg daarvan werd Ascolepis afwisselend in de Hypolytreae, Scirpeae of Cypereae geplaatst, maar nu zijn voldoende argumenten voorhanden om het bij deze laatste tribus te houden: het bloemgestel is hoogstwaarschijnlijk opgebouwd uit 1-6 zittende aren, die elk bestaan uit een groot aantal spiralig op een cilindrische of konisch verbrede as zittende aartjes, die op hun beurt bestaan uit één gluma met één tweeslachtig bloeme-tje in hun oksel.

Deze meningsverschillen vinden hun oorsprong in slecht begrepen homologieën: 'aren', 'aartjes', 'bloemen', enz. worden niet altijd en overal in de homologe zin gebruikt. Reeds in de beginfase, na de kennismaking met een aantal morfologische beschouwingen (KERN 1962a, KUKKONEN 1967a), bleek dat meer duidelijkheid hieromtrent ten zeerste gewenst was. Na de eerste ervaring met bloeimorfologisch onderzoek, opgedaan in het genus Ascolepis (en verwanten), ben ik doorgegaan op deze weg, en werd deze onderzoeksmethode over de hele familie uitgebreid en op meer dan 900 soorten uit bijna alle genera (ca. 120) toegepast, daarbij ten zeerste gestimuleerd door de belangrijke resultaten van enkele schitterende voorbeelden (HAINES 1967; EITEN 1976a & 1976b). De embryografische kant van de zaak is evenwel niet verwaarloosd, voor een 100-tal kritische taxa kon ik deze gegevens bepalen. Anatomisch en ander (morfologisch) feitenmateriaal werd voornamelijk of uitsluitend via een uitgebreide literatuurstudie verzameld.

Eveneens heel vroeg in het onderzoek kwam de gedachte naar voor om ook de fylogenetische kant bij de zaak te betrekken, maar slechts heel geleidelijk hebben we ons hieraan gewaagd. De eerste geformuleerde pogingen hebben ook niet lang stand gehouden, ze waren duidelijk onvoldoende gestaafd en helemaal geen allesomvattend schema, bepaalde 'kloven' bleven onoverbrugbaar. Sprongsgewijze bleven de inzichten verbeteren, a rato van het doordringen in nieuwe tribus en in de bestaande litteratuur, tot op een bepaald ogenblik de tribus Bisboeckelereae aan de beurt kwam; de vreemde resultaten die dit werk opleverde werden perfect bevestigd door EITEN (1976a & 1976b). In het licht van de hier opgedane ervaringen ben ik dan de zogeheten 'pseudanthium'- of 'synanthium'-theorie terug gaan opzoeken, waarbij ook de link met de 'gonofyl'- en de 'anthocorm'-theorie kon worden gelegd: de beslissende stap naar het uiteindelijk aanvaarde systeem was gezet, wat erop volgde kon best onder de noemer verfijning worden gebracht. Uiteindelijk, en tot mijn grote verbazing, komt het -onafhankelijk- ontworpen systeem tot op het tribusniveau ongeveer helemaal overeen met het oude van BENTHAM (1883). Deze opmerking geldt trouwens ook meer algemeen; meer dan regelmatig gebeurde het dat na origineel denk- en observatiewerk bepaalde inzichten werden verworven, die achteraf in de recente tot minder recente litteratuur werden bevestigd of reeds lang waren signaleerd.

In een laatste fase is ook gepoogd om de rekonstruktie van de fylogene- se wat uit de subjectieve sfeer te trekken. Vooral na het doordringen in de ideëenwereld van de cladistiek bleek dat deze zeer logisch opgebouwde techniek veel voordelen te bieden had aan het door mij nagestreefde doel. Deze benadering, die vertrekt van een aantal zeer eenvoudige beginselen, brengt weliswaar ook enige praktische problemen met zich mee, vooral geaxeerd rond 1) de bipool primitief-geëvolueerd, 2) het homologieprobleem, en 3) het herhalings- en recessiefenomeen in de evolutie. Vandaar dat dit punt naar mijn mening nog niet helemaal bevredigend is uitgewerkt in dit proefschrift. Een meer 'definitieve' versie wordt nu voorbereid voor een latere presentatie t.g.v. het 14e Internationaal Botanisch Congres (Berlin, 1987).

## Een woord van dank

Eerst en vooral wil ik de personen en instellingen bedanken die de financiering van deze 12 jaar studie mogelijk hebben gemaakt. Het Nationaal Fonds voor Wetenschappelijk Onderzoek heeft mij eerst een jaar als navorsingsstagiair en daarna 4 jaar als aspirant in staat gesteld om vrijwel ongestoord mijn aandacht aan de Cyperaceae te besteden. Nadien kon ik nog herhaaldelijk financiële steun genieten van het N.F.W.O. bij het uitvoeren van verschillende buitenlandse zendingen en voor het bijwonen van diverse congressen. Bij het aflopen van mijn N.F.W.O.-mandaat heeft mijn promotor, Prof. Dr. P. Van der Veken, me een betrekking als assistent bij de Leerstoel voor Morfologie, Systematiek en Oekologie van de Planten aangeboden, aanbod waar ik met entoesiasme ben op ingegaan, en waardoor ik van talrijke faciliteiten kon blijven gebruik maken. De voorliggende bundel is het resultaat van deze investering. Ik hoop dat ik hiermee heb kunnen tonen hun vertrouwen waard te zijn.

Gedurende deze lange periode heb ik de zeer gewaardeerde hulp gekregen van veel personen:

- De technische ploeg van ons laboratorium, onmisbaar voor de goede werking in het algemeen en tijdens de rush van de laatste weken in het bijzonder: Adelin, Cathy, Christelle, Pierre, en Rosette, voor de zeer verzorgde afwerking van de fotoatlas.
- De oudgedienden in de Gentse cyperologie, waarvan ik de ev. licentieverhandeling en (bijhorende) basisdokumentatie kon consulteren en in veel gevallen goed gebruiken: Jean-Pierre Verbelen, Ellen Druyts-Voets, Leo Vanhecke, Lut Van der Linden, Monique Van Bergen, Martine Meert, Jozef Coudijzer, Alain Mincier, An Van den Borre.
- De directeur en/of curatoren van een groot aantal herbaria die mij materiaal hebben uitgeleend of waar ik korte of langere werkperiodes heb kunnen doormaken: AD, B, BM, BR, BRLU, BRVU, C, COI, G, H, K, L, LE, LISC, LISCJ, LISU, M, MO, MT, NY, P, PRE, S, SRGH, U, UB, UPS, WAG, YA, Z, ZT.
- Verschillende personen die me gegevens of materiaal van zeldzame of op een bepaalde manier moeilijk te bestuderen taxa hebben bezorgd, of op een andere wijze hebben geholpen: Dr. T.H. Arnold (PRE): Ficinia, Dr. A.M. Cleef (U, nu AMD): Vesicarex, Mme Dumont (BR): litteratuur, Prof. Dr. J. Grau (M): Chillania, Dr. R.W. Haines (London): embryografie en vertakkingspatronen, Miss S.S. Hooper (K): Abildgaardieae en Cypereae, Miss L. Hugo (STE): Chrysitrix, Dr. T. Koyama (NY): Becquerelia, Everardia, Rhynchocladium, Trilepis, Prof. Dr. I. Kukkonen (H): Cariceae, Dr. K.A. Lye (As): Abildgaardieae, Prof. Dr. A.D.J. Meeuse (AMD): anthocorm theorie, Prof. Dr. H. Merxmüller (M): Volkiella, Dr. D.H. Nicolson (US): nomenklatuur, wijlen Dr. J. Raynal (P): alle Cyperaceae, Dr. E. Robbrecht (BR): theorie en praktijk van het taxonomisch bedrijf, Dr. H.

Roessler (M): Volkiella, H.C. Taylor (STE): Neesenbeckia, Tetraria, Mrs. T. Timonen (H): Cariceae, P.J. van der Vlugt (Voorburg): Egleria, Dr. J.F. Veldkamp (L): zeldzame litteratuur, Dr. L. Vogelenzang (L): litteratuur, Mrs. K.L. Wilson (NSW): Abildgaardieae, zeldzame litteratuur.

- De originelen van de figuren zijn voor het grootste gedeelte uitgevoerd op basis van mijn kladontwerpen door Hildegard De Pauw, die voor dit soort werk een bepaald en zeldzaam talent bezit.
- Hildegard De Pauw en Jan De Gendt hebben de omzetting van het manuscript tot een persklare kopie als taak op zich genomen, eerst met veel entoesiasme en met een zeer gewaardeerd doorzettingsvermogen nadien.
- Dank zij de generositeit van Prof. Dr. Ir. F. De Troch kon bij de praktische uitvoering van het typwerk gebruik worden gemaakt van een klein model tekstverwerker annex printer.
- De ontwerpen van tabellen en bellendiagrammen zijn op een meesterlijke wijze omgezet tot esthetisch meer verantwoorde creaties door Luc Balemans.
- Ter elfder ure -of zelfs nog iets later- hebben Michel Mouton, Jan De Gendt en An Colle ervoor gezorgd dat de lang verwachte tekst resp. is gedrukt geraakt en gebundeld.
- Dan de klassieke toestand op het thuisfront, waar An heeft gemaakt dat ik meer tijd dan verantwoord is, kon besteden aan de afwerking van dit proefschrift.

En dan, mijn waarde promotor, wil ik me graag even tot u richten. Ik wil u danken voor het jarenlang ondervinden van uw gestrengheid, uw veeleisendheid, uw zeer kritische zin, en ook uw groeiend vertrouwen en de genoten vrijheid van handelen; die hebben mij gevormd en dit type proefschrift mogelijk gemaakt. Per slot van rekening hebben die ook gemaakt dat uw 'Gentse school' faam heeft verworven in binnen- en buitenland.

## 1. OVERZICHT VAN DE POGINGEN TOT KLASSIFIKATIE EN HUN PROBLEMEN

---

### Inleiding

Ondoenlijk en daarenboven onoverzichtelijk is een strikt chronologische weergave van alle klassifikatiesystemen die ooit voor de Cyperaceae zijn bedacht (of overgenomen...). Om deze beide problemen te vermijden heb ik de diverse systemen min of meer thematisch bijeengebracht en onder enkele titels gegroepeerd. Vanzelfsprekend zijn hierbij veralgemeningen gemaakt, en niet op alle nuanceverschillen kan hier worden ingegaan.

Regionale behandelingen worden in principe uitgesloten van dit overzicht, omdat door het niet aanwezig zijn van bepaalde groepen Cyperaceae (soms zelfs van hoge taxonomische rang) een vertekend beeld van de opvatting van de besproken auteur kan worden verkregen. Ook partiële behandelingen (d.w.z. waarin slechts bepaalde tribus worden besproken, zonder ruimer kader) komen hier niet aan bod, hoe verdienstelijk ze ook mogen zijn. Dergelijke klassifikaties vinden hun weergave en kritiek in de bespreking van de betreffende tribus of onderfamilie.

### A. Herkennen van de sex-grens

Reeds zeer vroeg in de geschiedenis van de cyperologie wordt gewezen op de scherpe grens die bestaat tussen de soorten met resp. 1- en 2-slachtige bloemetjes. DE JUSSIEU (1789: 26-28) onderscheidde trouwens op grond van dit verschil twee taxonomische groepen:

1. flores monoici (Carex),
2. flores hermaphroditi (de andere genera).

Ook KUNTH (1815: 150) gaat in dezelfde stijl verder: "mais la séparation du sexe paroît d'une grande importance, c'est un caractère qu'on ne voit jamais varier, et qui sert principalement à distinguer les Scirpées et les Cyperacées proprement dites

des Caricées et Sclerinéés". PRESL & PRESL (1828: 165-206) onderscheiden twee "sectiones", Genuinae (= Cypereae + Hypolytreae + Scirpeae) en Diclinae (= Sclerieae + Cariceae). BARTLING (1830: 32-34) geeft ook twee groepen, Caricinae en Cyperinae. Dit wordt dan nog eens bevestigd door BENTHAM (1883: 1038) die zijn bekende indeling in Monoclines (oorspronkelijk) en Diclines (geëvolueerd) voorstelt. Dit systeem blijft lang toonaangevend en werd vaak in min of meer verfijnde, uitgewerkte vorm overgenomen. Sinds MATTFELD (1936a & 1938) en HOLTUM (1948) wordt dieper nagedacht over een mogelijke rekonstruktie van de bloemsemofylese. Deze en andere verdedigers van de pseudanthiumtheorie erkennen zeer duidelijk het sex-probleem, maar hun oplossing is meer semofyletisch geïnspireerd dan bij BENTHAM (l.c.): de 2-slachtige bloemetjes zouden via enkele besproken wegen het ontstaan hebben gegeven aan verschillende reeksen van 1-slachtige bloemetjes, maar hun probleem bestaat vnl. uit het herkennen en afbakenen van de bloemetjes in de diverse genera...

Grosso modo kunnen we zeker stellen dat in alle ernstige pogingen tot het opstellen van een natuurlijke klassifikatie voor de Cyperaceae, rekening wordt gehouden met dit inderdaad fundamentele verschil in bloembouw, zij het dan dat dit verschil niet altijd op hetzelfde niveau wordt gewaardeerd, en wel eens meer impliciet dan expliciet wordt uitgedrukt (tabel 1.1 A+B).

De belangrijkste discussiepunten liggen duidelijk elders, en wel

- 1) in het evolutieve niveau dat aan beide verschijningsvormen wordt toegekend: zijn de 1-slachtige bloemetjes oorspronkelijk en de 2-slachtige geëvolueerd, of omgekeerd, of misschien zijn beide groepen niet homogeen?
- 2) in de twijfels die bestaan omtrent de homogeniteit van de 1-slachtige groep, zoals die door HOLTUM (1948: 535, 539) duidelijk zijn geformuleerd. Dit heeft vanzelfsprekend voor gevolg dat de scherpe grens die door de euanthiumaanhangers werd gemaakt tussen de twee groepen Cyperaceae, fel is gaan vervagen.

Bij de bespreking van het bloemgestel en in de voorstelling van het eigen systeem kan mijn antwoord op deze vragen worden gevonden.



## B. Geleidelijke stabilisatie van enkele tribus (tabel 1.1A+B)

Startend met KUNTH (1815) zien we de oprichting van enkele tribus (Cypereae, Scirpeae, Sclerieae, Cariceae), die later van veel systemen de kern zullen blijven vormen, weliswaar onder verfijnde, meer gedetailleerde vorm en met een meer homogene inhoud. Vooral i.v.m. de homogeniteit van de tribus Cypereae en Scirpeae laten deze oudere systemen veel te wensen over, twee voorbeelden:

- 1) KUNTH (1815: 153) beschrijft de inhoud van zijn "groupe Cypereae verae" (= Cypereae): Cyperus, Abildgaardia, Dulichium, Mariscus, Papyrus, Kyllingia, Schoenus, Rhynchospora, Chaetospora, etc.
- 2) NEES (1834a) geeft een groot aantal tribus ("Sectionen"), die wel als min of meer natuurlijk kunnen worden beschouwd, maar daarin vinden we fragmenten van Ficinia s.l. verspreid over 4 verschillende tribus, nl. Cypereae (Acrolepis, Hemichlaena), Hypolytreae (Melanocranis), Scirpeae (Schoenidium, Ficinia, Sickmannia) en tenslotte Cladieae (Pleurachne).

In een aantal kort na KUNTH (1815) volgende werken wordt zijn indeling zonder veel wijzigingen of toevoegingen overgenomen, o.a. door SPRENGEL (1817: 129-137), door LESTIBOUDOIS (1819) met toevoeging van Chrysitricheae en -foutief geïnterpreteerde- Kobresieae, door DUMORTIER (1827: 143-144) zonder de extra-Westeuropese Sclerieae, maar met een nieuwe tribus Schoeneae, door DUMORTIER (1829: 64-65) met dezelfde 4 tribus, maar de Cariceae worden verder onderverdeeld in 4 niet nader genoemde taxonomische categorieën, Genuinae, Sclerieae, Chrysitricheae en Elyneae, door REICHENBACH (1828: 55-57) met drie tribus (?) Caricinae, Cyperinae en Scirpinae, elk onderverdeeld in resp. Elynaceae - Cariceae - Chrysitricheae - Scleriaceae, Cypereae - Dulichieae, en Fimbristyleae - Scirpeae - Fuireneae.

Het aantal onderverdelingen gaat dus duidelijk crescendo, en uit dit fenomeen worden de passende konklusies getrokken door NEES (1834a) die in zijn monografische bewerking van de familie een groot aantal taxa als tribus ("Sectionen") naast elkaar gaat ordenen. Dit systeem wordt hier even in detail weergegeven omdat het als stramien zal dienen voor een belangrijk aantal latere auteurs. Interessant om waar te nemen is de volgorde van de tribus: de groep der 2-slachtigen gaat de 1-slachtigen vooraf!

- 1) Cypereae (gemengd: incl. Acrolepis, Hemichlaena, Dulichium),
- 2) Hypolytreae (gemengd: incl. Anosporum, Lipocarpha, etc.),
- 3) Chrysithricheae,

Tabel 1.1A : Een vergelijking van vroegere en recente indelingen van de Cyperaceae (A)

BENTHAM 1883	KERN 1974	SCHULTZE-MOTEL 1964	CLARKE 1901	CHERMEZON 1937	Deze studie
<b>Monoclinae</b> Hypolytreae	<b>Cyperoideae</b> Hypolytreae	<b>Cyperoideae</b> Hypolytreae	<b>Mapanieae</b>	<b>Mapanioideae</b>	<b>Mapanioideae</b> Hypolytreae Chrysitricheae
<b>Scirpeae</b>	<b>Cypereae</b>	<b>Scirpeae</b>	<b>Scirpo-Schoeneae</b> Scirpeae	<b>Scirpoideae</b> Scirpeae	<b>Cyperoideae</b> Scirpeae Fuireneae Eleocharideae Abidgaardieae Ficiniae Cypereae
<b>Rhynchosporeae</b>	<b>Rhynchosporeae</b>	<b>Dulichieae</b> <b>Rhynchosporeae</b>	<b>Schoeneae</b>	<b>Schoenoideae</b> Schoeneae <u>Rhynchosporeae</u>	<b>Dulichieae</b> <b>Arthrostylideae</b> <b>Rhynchosporeae</b> Schoeneae
<b>Diclinae</b> Cryptangieae	<b>Caricoideae</b> Sclerieae	<b>Caricoideae</b> Lagenocarpae	<b>Cariceae</b>	<b>Sclerioideae</b>	<b>Sclerioideae</b> Cryptangieae Trilepideae Sclerieae Bisboeckelereae
<b>Sclerieae</b>		<b>Sclerieae</b>			
<b>Cariceae</b>	<b>Cariceae</b>	<b>Cariceae</b>		<b>Caricoideae</b>	<b>Caricoideae</b> Cariceae

- 4) Scirpeae (gemengd: incl. Abildgaardieae, Ficinieae, Eleocharis, Blysmus),
- 5) Rhynchosporeae,
- 6) Cladieae,
- 7) Sclerieae (gemengd: incl. Bisboeckelereae),
- 8) Elyneae (gemengd: incl. Trilepis),
- 9) Cariceae.

Deze indeling heeft blijkbaar een grote invloed gehad, vermits veel auteurs na NEES in hun behandeling van de Cyperaceae gelijkende, zoniet identieke indelingen publiceren, zoals LINDLEY (1836: 384-385), FENZL (1836: 109-119) met bijvoeging van de Fuireneae, KUNTH (1837), MEISNER (1843: 409-413), SPACH (1846: 142-147) en STEUDEL (1854-1855).

#### C. Op weg naar een natuurlijke klassifikatie (tabel 1.1A+B)

---

BENTHAM (1881a: 365-367 & 1883: 1037-1039) heeft een combinatie gemaakt van beide voorgaande punten, waarbij hij telkens drie tribus onderscheidde in zijn twee hoofdgroepen (onderfamilies?) Monoclines en Diclines, resp. Scirpeae (incl. Cyperaeae) - Hypolytreae - Rhynchosporeae en Cryptangieae (incl. Bisboeckelereae) - Sclerieae - Cariceae. Ook dit bleek een zeer aanvaardbare verdeling, want net zoals NEES (1834a) is ook BENTHAM (l.c.) door een belangrijke groep auteurs gevolgd, al dan niet met wijzigingen of verfijningen aan het systeem, zoals CLARKE (1897: 149-150, 1901: 266-268 & 1908a: 93-136), waarin telkens de Cyperaceae met 2-slachtige bloemetjes die met de 1-slachtige voorafgaan, met als verschil dat de Hypolytreae en in het laatste werk ook de Sclerieae als onderfamilie worden erkend. Ook CHERMEZON (1937: 2-4) kan tot deze school worden gerekend, aangezien weer de gekende volgorde wordt aangehouden, maar net zoals CLARKE (l.c.) brengt hij Hypolytreae en Sclerieae, en bijkomend ook nog de Rhynchosporeae op onderfamiliënniveau.

Tenslotte moet ook nog even worden gewezen op de recente volgelingen, waarvan SCHULTZE-MOTEL (1964: 603-606) de meest orthodoxe voorstelt; minder getrouw zijn HOOPER (1973: 863-871) waarbij de volgorde der tribus is gebleven maar de twee hoofdgroepen niet meer als dusdanig worden erkend, en EITEN (1976a: 110), die wel de twee onderfamilies erkent, maar de Hypolytreae als een derde beschouwt, ongeveer zoals bij CLARKE (l.c.).

Tabel 1.1B : Een vergelijking van vroegere en recente indelingen van de Cyperaceae (B)

CLARKE 1908a	KOYAMA 1961	KOYAMA 1969b & 1971	PFEIFFER 1925c	HOOPER 1973	Deze studie
<b>Mapanieae</b>	<b>Mapanioideae</b>	<b>Mapanioideae</b> Mapanieae	<b>Caricoideae</b> Mapanieae	Hypolytreae	<b>Mapanioideae</b> Hypolytreae Chrysitricheae
<b>Scirpo-Schoeneae</b> Scirpeae	<b>Scirpoideae</b> Scirpeae	<b>Cyperoideae</b> Scirpeae	<b>Scirpoideae</b> Scirpeae	Scirpeae	<b>Cyperoideae</b> Scirpeae Fuireneae Eleocharideae Abildgaardieae Ficiniae Cypereae Dulichiae Arthrostylideae Rhynchosporeae Schoeneae
Cypereae Rhynchosporeae Schoeniae	Cypereae <b>Rhynchosporoideae</b> Rhynchosporeae	Cypereae Rhynchosporeae	Cypereae <b>Rhynchosporoideae</b> Rhynchosporeae Cladieae Schoeneae	Cypereae Dulichiae Rhynchosporeae	
<b>Scleriae</b>	Scleriae	Lagenocarpeae	Scleriae	Cryptangieae	<b>Sclerioideae</b> Cryptangieae Trilepideae Scleriae Bisboeckelereae
<b>Caricineae</b>	<b>Caricoideae</b>	<b>Caricoideae</b>	Cariceae	Cariceae	<b>Caricoideae</b> Cariceae

## D. Fylogenetische beschouwingen o.i.v. de pseudanthium-theorie

Hoewel de idee van "pseudanthium" reeds vroeger was geopperd, het bekendste voorbeeld is wel BENTHAM (1883: 1040), is deze wijze van denken pas doorgebroken na MATTFELD (1936a & 1938). Hun ontstaan danken deze beschouwingen aan de vastgestelde kloof tussen de 1- en de 2-slachtige bloemetjes, en aan de konstruktie die werd uitgedacht om deze kloof te overbruggen, m.a.w. om een semofylese op te stellen voor de bloemetjes. In dit pionierswerk gebeurde dat nog vrij stuntelig en verward (zie deel 2B2b), maar HOLTUM (1948) wist deze gedachten buitengewoon helder te formuleren, mede dank zij een grondige kennis van de tropische Cyperaceae, waarvan enkele genera in heel dit schema een aparte plaats innemen. KERN (1962a & 1974) heeft gepoogd om de voorgaande auteurs te verbeteren, maar is daar m.i. niet in geslaagd, integendeel (zie deel 2B2b).

Door de publikatie van deze denkbeelden is de visie op de bouw van de Cyperaceae-bloemetjes ontegensprekelijk verruimd, en werd het verband met bepaalde andere Monocotylenfamilies duidelijker (zie bvb. BURGER 1977 & 1981). Een grote hinderpaal bij de korrekte interpretatie van de homologierelaties binnen en buiten de Cyperaceae is het gebrek aan een éénduidige, scherp gedefinieerde verzameling termen. In plaats van te veronderstellen, zoals de vernoemde auteurs doen, dat een groepje 1-slachtige "bloemetjes" (van de Hypolytreae) ontstaan hebben gegeven aan een 2-slachtige bloem, kan men een veel makkelijker met de andere Monocotylen in verband te brengen hypothese voorstellen, nl. dat deze 1-slachtige "bloemetjes" helemaal geen "bloemen" zijn, maar monogona die door verdichting anthoïden (= "bloemetjes") gaan vormen, zoals bij alle Monocotylen.

## E. Moeilijk te klasseren of onnatuurlijke systemen

Onnatuurlijke klassifikaties in zuivere vorm zijn bvb. de linneaanse, zoals die van MUHLENBERG (1813 & 1817), VAHL (1805: 207-392); deze worden hier niet verder besproken.

Moeilijker als zodanig te bestempelen zijn de pogingen tot natuurlijke klassifikatie waarbij de auteur zich schromelijk heeft vergist, en dit laatste hangt vanzelfsprekend af van de opvattingen der aanklagers... Dit gezegd zijnde veroordelen

wij als onnatuurlijk de systemen van o.a. PAX (1886 & 1888), BAILLON (1894), RIKLI (1895), PFEIFFER (1925e), OHWI (1944), KOYAMA (1967b, 1969b, 1971), omdat naar onze overtuiging in elk van deze klassifikaties bepaalde tot bijna alle supragenerische taxa als een heterogeen mengsel van genera moeten worden beschouwd, enkele voorbeelden:

- 1) PAX (1886: 307-309) beschrijft een onderfamilie Caricoideae met als inhoud: Rhynchosporae, Gahniae, Hoppiae (incl. Chrysitrichinae!) en Cariceae.
- 2) BAILLON (1894: 335-382) heeft het over een "série" Cariceae, met als ingesloten "sous-séries" Sclériées, Evandréés, Mapaniées, Gahniées en Rhynchosporées.
- 3) RIKLI (1895: 561-575) plaatst de planten met chlorocyperoïde én die met fimbristylidoïde anatomie in een subfamilie Chlorocyperoideae, de rest wordt verzameld in de subfamilie Cyperoideae, waardoor o.a. het genus Cyperus verdeeld wordt over 2 subfamilies.
- 4) PFEIFFER (1925e) kent 3 onderfamilies, Scirpoideae, Rhynchosporoideae en Caricoideae; deze laatste omvat de Sclerieae, Mapanieae en Cariceae.
- 5) OHWI (1944) vermeldt o.a. een subfamilie Rhynchosporoideae met als tribus de Rhynchosporae, Gahniae en Sclerieae.
- 6) KOYAMA (1969b) sluit in zijn subfamilie Mapanioideae volgende tribus op: Sclerieae, Lagenocarpeae en Mapanieae (zie ook deel 2B2c).

## 2. HET BLOEMGESTEL EN DE BLOEMETJES

---

### A. Makro- en mikrostructuur van het bloemgestel

---

#### 1. Inleiding

---

Zowel in floristische werken als in de gespecialiseerde cyperologische literatuur wordt de uitwendige morfologie van het bloemgestel meestal omschreven met termen als: fascicle, head, inflorescence étagée, panicule, anthela,... Voor bepaalde doeleinden kan deze reeks beschrijvende termen voldoende zijn, maar voor een goed begrip van de bloemgestelbouw is een nauwkeurige analyse en definiëring van de werkelijke, konkrete structuur vereist.

Daarom werden van meer dan 900 soorten uit bijna alle Cyperaceae-genera enkele bloemgestellen gedeeltelijk of volledig geanalyseerd. Herbariummateriaal wordt opgekookt om het object hanteerbaar en soepel te maken. De volgende kenmerken van hoofden zijassen kunnen worden genoteerd: de relatieve lengte van de internodia langs de as, de stand van de bracteae, de graad van ontwikkeling van de bracteae, het type vertakking op de as van de (n+1)de graad, de aan- of afwezigheid, ligging en ontwikkelingsgraad van de profyllen,... Een geëxpandeerd beeld van het vertakkingspatroon wordt in zijzicht getekend (waardoor de algemeen voorkomende tristichie als een distichie wordt weergegeven), af en toe in combinatie met een bovenzicht (met een vertikaal samengedrukt beeld van de werkelijke ligging van de bracteae). Een nomenklatorisch systeem is voor deze modellen reeds vroeger uitgewerkt en wordt gebruikt om na een eerste analyse losgeraakte stukjes te kunnen benoemen, wegbergen... en terugvinden (MEERT & GOETGHEBEUR 1979: 133-135, fig. 7, 10) (FIG. 2.4).

Ook de mikrostructuur is grondig geanalyseerd: stand van de glumae, aanwezigheid, type en ligging van de bloemetjes, aanwezigheid, type en ligging van de glumellae, aantal meeldraden, aantal karpellen en vaak ook gegevens over de structuur van de stijlbasis zijn opgenomen.

Niet zelden is een vergelijkend morfologische studie van de bloemgestellen voor een genus nuttig of nodig, vooraleer een sluitende interpretatie kan worden gegeven, of voor het bepalen

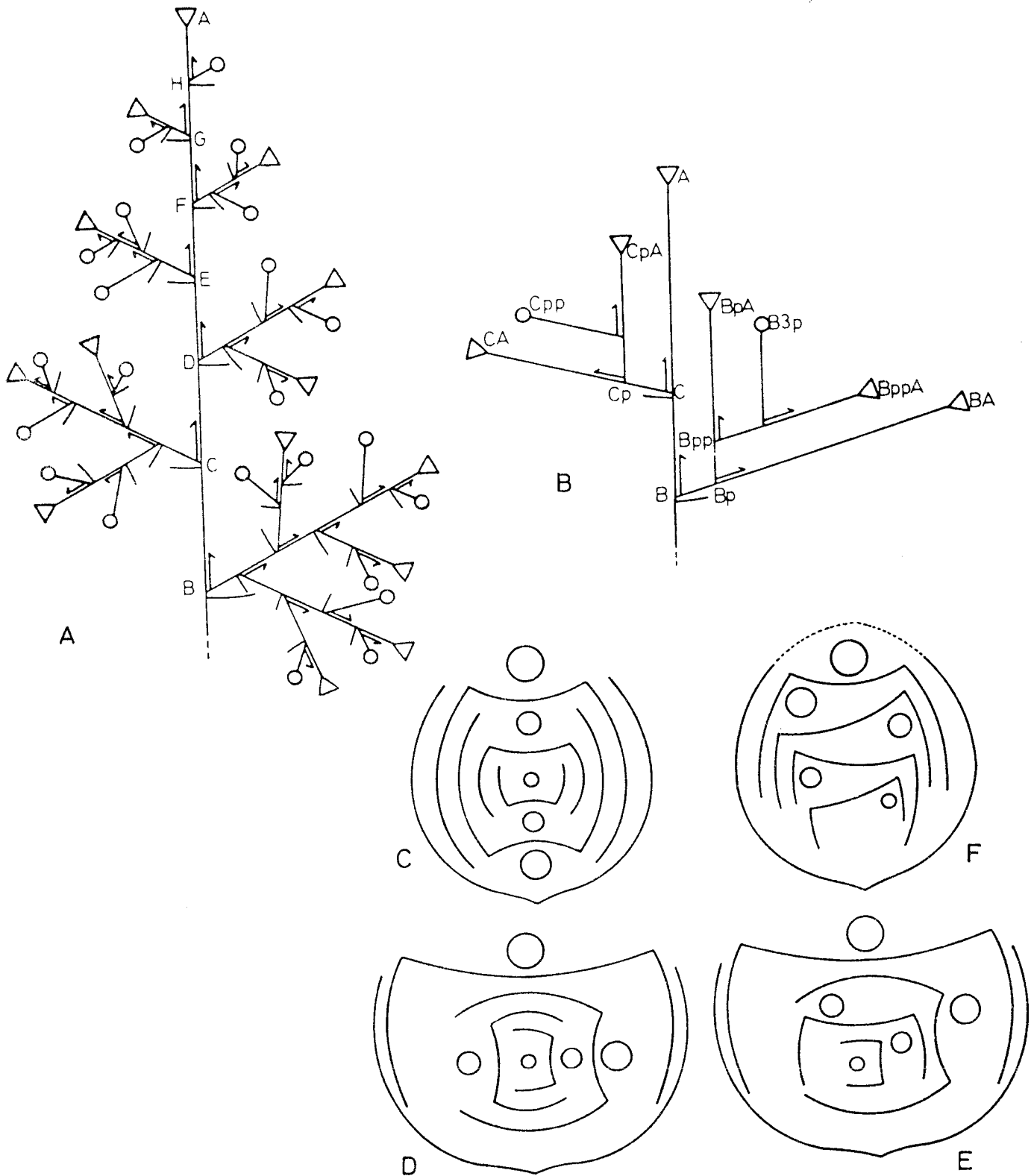


FIG. 2.1

Vertakkingspatronen -A: normaal vertakkingspatroon (NVP), zijzicht. -B: profyl vertakkingspatroon (PVP), zijzicht. -C-E: semofyletische overgangsvormen, door (herhaalde) transversale plaatsing van de vertakkingen, van het PVP naar het TVP. -F: tandem vertakkingspatroon (TVP), bovenzicht. (A-F: uit MEERT & GOETGHEBEUR 1979: fig. 7A, 10-14).



van de waardering die men aan enige bijzondere eigenschappen zou moeten toekennen. Als voorbeelden kan hier worden verwezen naar de bespreking van de Trilepideae (complex aartjesprofyl, dicht samengetrokken aren met ontbrekende topaartjes), de "Rhynchosporeae" (hogere glumae die de lagere bloemetjes omhullen), de Dulichieae (aartjesprofyl axilleert een tweeslachtig bloemetje).

## 2. Drie basispatronen (FIG. 2.1)

---

Uit het volledige onderzoek komen drie hoofdvertakkingspatronen naar voor, elk gekarakteriseerd door de aard van de axillerende kafjes, de lengte van de internodia, de ligging en de aard van de opeenvolgende assen (uitvoeriger in MEERT & GOETGHEBEUR 1979: 12)-133).

### 1. Het (open) normale vertakkingspatroon (NVP).

Een bractea of een aantal bracteae op een as met gestrekte internodia dragen elk een zijas, met als eerste kafje op die zijas een adaxiaal (t.t.z. tussen beide assen in) profyl, dat zelf geen as axilleert.

### 2. Het profylvertakkingspatroon (PVP).

Een bractea, meestal met gesloten bladschede, axilleert een "bundel" zijtakken van verschillende grootte en complexiteit, soms min of meer waaivormig gerangschikt; elk van deze zijtakken draagt oorspronkelijk aan de basis een profyl, dat echter vaak gereduceerd is of ontbreekt. Als verklaring voor deze gegevens wordt hier gedacht aan een herhaalde ontwikkeling van een zijtak uit de profyloksel van de tak van hogere orde (BLASER 1944: 61, fig. 35-37). In feite kan ook dit patroon als een variant van NVP worden beschouwd, waarbij de axillerende bractea profylloïd van natuur is.

### 3. Het tandemvertakkingspatroon (TVP).

Een bractea, meestal met gesloten bladschede, draagt twee (of meer) zijtakken, in het vlak van de hoofdas, sikkelvormig gerangschikt naar dalende grootte en complexiteit. Dit hebben we reeds verklaard als een bijzondere vorm van het PVP met herhaalde transversale positie van de takken van opeenvolgende graad (MEERT & GOETGHEBEUR 1979: 133).

### 3. Secundaire verschillen

---

Voor het uiteindelijke morfologische beeld van de bloemgestellen zijn niet (alleen) de basispatronen bepalend, evenzeer ook of meer de secundaire verschillen, vnl. de ongelijke ontwikkeling en de relatieve afmetingen van de samenstellende delen:

- lengte van de hoofdasinternodia,
- lengte van de internodia van de zijassen van orde  $n$ ,
- vorm en afmetingen van de bracteae,
- divergentiehoek van de zijassen,
- diskontinue of continue verschillen in de voorgaande punten,
- bladstand,...

Een probleem dat door deze secundaire verschillen wordt veroorzaakt, is de ontwikkeling van analoge vormen van bloemgestellen. Een goed voorbeeld hiervan is het "hoofdje", een bloemgestel dat bij veel genera uit diverse tribus wordt aangetroffen, en soms volgens zeer duidelijk verschillende patronen is opgebouwd: in principe geven alle denkbare modellen van bloemgestellen bij verdichting een hoofdje, en in de praktijk is dit ook gedeeltelijk verwezenlijkt. Door nauwkeurige analyse van de vertakkingspatronen is echter de oorspronkelijke bouw vrij eenvoudig terug te vinden, en worden dan ook "soorten van hoofdjes" onderscheiden.

De meeste bloemgestellen zijn (spiro)tristich opgebouwd, soms duidelijk, soms sterk vervormd. Nochtans zijn enkele gevallen beschreven of bekend waarbij (spiro)distichie zou optreden, en dit vooral bij planten met distich geplaatste bladeren. Het lijkt me onwaarschijnlijk dat de preciese relatieve plaats van de organen met bladnatuur op volgroeide structuren kan worden bepaald, tenzij in enkele zeer duidelijke gevallen waarbij bvb. de goed uitgegroeide stengel scherp driekantig ofwel sterk afgeplat is. Heel vaak zijn slechts onduidelijke overgangsvormen waarneembaar (Blysmus-bloemgestel, Monandrus-aartjes, Lepidosperma-bloemgestel,...). Waarschijnlijk kunnen ontogenetische studies hier een en ander opklaren, maar misschien ook niet alles. Het lijkt me dat de plaatsing in veel gevallen door ruimtelijke hindering wordt gedetermineerd, en in plaats van orthostichen worden bijgevolg meestal spirostichen waargenomen (zie ook BURGER 1977). Hierbij kan nog worden opgemerkt dat deze plaatsing kan wisselen op de assen van verschillende orde in het bloemgestel (terminale aartjes met tristiche glumae, laterale aartjes met distiche glumae, bij Rhynchospora pubera (Vahl) Britt., Ficinia fascicularis Nees,...) en ook dat de draaizijn zich kan wijzigen bij een vertakking, d.w.z. verschillend kan zijn op assen van verschillende graad.

#### 4. Semofyletische typologie

---

Uit een overzicht van de verschillende bloemgestellen die bij Cyperaceae worden aangetroffen, blijkt een grote verscheidenheid, binnen de familie, binnen de tribus en zelfs binnen de genera. We hebben net besproken hoe deze verschillen worden veroorzaakt. Voor een ernstig inzicht in de werkelijke gelijkenissen tussen de diverse bloemgesteltypes is het echter noodzakelijk om ook bloemstructurele kenmerken bij het opstellen van een dergelijke typologie te betrekken, zoniet wordt een vrij waardeloze (d.w.z. met betrekking tot de fylogenese) typologie verkregen, door het verenigen van analoge structuren.

Om voor al deze samenstellende kenmerken telkens de primitieve en de geëvolueerde toestand te bepalen, is een zeer interessant probleem, in het licht van een semofyletische typologie van de bloemgestellen. Er werd aangenomen dat:

- 1) de minder gedifferentieerde toestand de primitieve is,
- 2) de meer gedifferentieerde toestand (ongelijke of diskontinue ontwikkeling van oorspronkelijk gelijke of kontinue verschillende delen) de geëvolueerde voorstelt,
- 3) de weg terug, van de geëvolueerde naar de primitieve toestand, onwaarschijnlijk is, hoewel niet uit te sluiten,
- 4) de ontwikkeling van het bloemgestel in de loop van de evolutie onafhankelijk is van de ontwikkeling van andere plantedelen,
- 5) ook de verschillende onderdelen van het bloemgestel zelf onafhankelijk van elkaar kunnen evolueren.

Om vast te stellen welk type bloemgestel als meest oorspronkelijk kan worden beschouwd, lijkt het aangewezen om die te kiezen, die voor zijn kenmerken het kleinste aantal (geen) geëvolueerde toestanden, of het hoogste aantal (alle) primitieve toestanden vertoont. Vanuit voorgaande praemissen vertrekend, komt men zonder veel problemen bij Scirpodendron ghaeri (Gaertn.) Merr. terecht. Hiermee wil niet gezegd zijn dat deze soort als stamsoort van alle Cyperaceae wordt beschouwd, maar wel dat zijn bloemgestel wellicht (!) sterk lijkt op dat van die hypothetische "patriarch", gezien het grote aantal primitieve kenmerken, d.w.z. die in hun niet gedifferentieerde toestand aanwezig zijn:

- het normale vertakkingspatroon,
- een continue overgang in vorm tussen vegetatieve bladeren en de bracteae,
- een continue overgang tussen de bracteae van stijgende orde,
- een continue overgang in de complexiteit van de deelbloemgestellen,
- een continue overgang in de lengte van de deelbloemgestelsteeltjes,
- een groot en onbepaald aantal glumae per aartje,
- spiralig geplaatste glumae,
- een groot aantal glumellae per bloemetje,
- spiralig geplaatste glumellae,
- ongedifferentieerd laminaire glumellae,
- aanwezigheid van terminale bloemetjes.

Door differentiële ontwikkeling via bepaalde lijnen kan een dergelijke quasi ongedifferentieerde panicula aanleiding geven aan de vele verschillende types die binnen de Cyperaceae kunnen worden waargenomen. Dit evolutionair proces heeft kunnen plaatsgrijpen door:

- ongelijke ontwikkeling van oorspronkelijk gelijke delen (bracteae, steeltjes, glumae, glumellae,...),
- kondensatie,
- het wegvallen van terminale bloemetjes en aartjes,
- het optreden van PVP en TVP,
- het optreden van distichie,
- het fixeren van het aantal bloemdelen,
- reductie in aantal van bracteae, glumae, bloemetjes, bloemdelen.

Bijgevolg kan als een van de heden ten dage bekende toppunten van de evolutie in het bloemgestel het genus Rikliella (hier opgenomen in Lipocarpa s.l.) worden geduid, aangezien bij deze soorten ongeveer alle hooggeëvolueerde toestanden zijn gerealiseerd, als daar zijn:

- uitgesproken verschillen tussen vegetatieve en generatieve delen,
- zeer sterk verdicht bloemgestel,
- reductie van het topaartje,
- distichie van de aartjes,
- zeer sterk gereduceerd aantal glumae (nul!),
- zeer sterk gereduceerd aantal bloemdeeltjes.

Als andere toppunten (op andere lijnen) kan ik vermelden Chrysitrix, Nelmesia, Websteria, Oreobolus, Cymophyllus, Exochogyne,... waardoor duidelijk wordt dat binnen ongeveer elke tribus deze semofyletische ontwikkelingslijn van het bloemgestel kan worden teruggevonden.

In het hierbij gepresenteerde schema (FIG. 2.2) worden de mogelijk geachte semofyletische lijnen tussen de diverse bloemgesteltypes weergegeven, en ook de processen die ertoe hebben geleid. De pijlen worden in een enkele richting getekend, omdat hier wordt aangenomen dat de weg terug niet is gerealiseerd, of misschien heel uitzonderlijk wel, maar dan te verklaren als traagheidsfenomeen. Het blijkt nu dat bepaalde van de beschreven bloemgesteltypes voor één of meer taxa kenmerkend tot exclusief kunnen zijn. Daarom wordt hier voorgesteld om deze types (zoals in de embryografie en de anatomie is gebeurd) te verbinden met de naam van een genus dat het beschouwde type zeer duidelijk illustreert of exclusief bezit. Er moet worden opgemerkt dat de primaire verdeling naar hoofdgroepen niet gebeurt op grond van uitwendig morfologische kenmerken, maar eerder op een combinatie van deze met bloemkarakteristieken berust. De uitwendig morfologisch gelijkende bloemgestellen die binnen verschillende of alle hoofdgroepen kunnen optreden, zijn m.i. als parallelle ontwikkelingsvormen te beschouwen, vermits de tendenzen die hiertoe leiden (kondensatie, oligomerisatie, specialisatie) algemeen en op onafhankelijke wijze in de diverse taxa, d.w.z. in de verschillende hoofdgroepen zijn opgetreden. Daarom hadden we eerst besloten om verbonden met de eerste (genus)naam van het hoofdtype, in sommige gevallen een tweede (genus)naam te gebruiken om de subtypes te onderscheiden.

Deze situatie is wel enigzins vergelijkbaar met die van de embryografische typologie, waarbij een aantal hoofdtypes en daarin weer diverse varianten worden onderscheiden (VAN DER VEKEN 1965; VERBELEN 1970; VANHECKE 1974). Een belangrijk verschil is wel dat deze types niet of maar gedeeltelijk met de natuurlijke klassifikatie overeenkomen, terwijl daarentegen net op de hoofdtypes van het bloemgestel, d.w.z. op de bloem- en aartjeskenmerken is gesteund voor het opstellen van het hier aangenomen klassifikatieschema. Het blijkt dus dat door de kenmerkenkeuze bij het opstellen van de klassifikatie de semofyletische typologie van de bloemgestellen in hoge mate deze natuurlijke klassifikatie benadert en dus ook grotendeels (maar niet volledig!) de fylogenese weergeeft.

Dit dubbelnamensysteem kent echter een praktisch bezwaar, nl. dat het in feite hypotetische, onzekere relaties weergeeft en bij eventuele nieuwe en verbeterde inzichten zelf ook zou moeten worden aangepast. Er is dus tenslotte afgezien van deze nomenklatuur en met een enkelvoudige genusnaam (de vroegere subtypenaam) wordt nu elk type kort aangeduid, zoals we dat ook gepoogd hebben door te voeren in de embryografie.

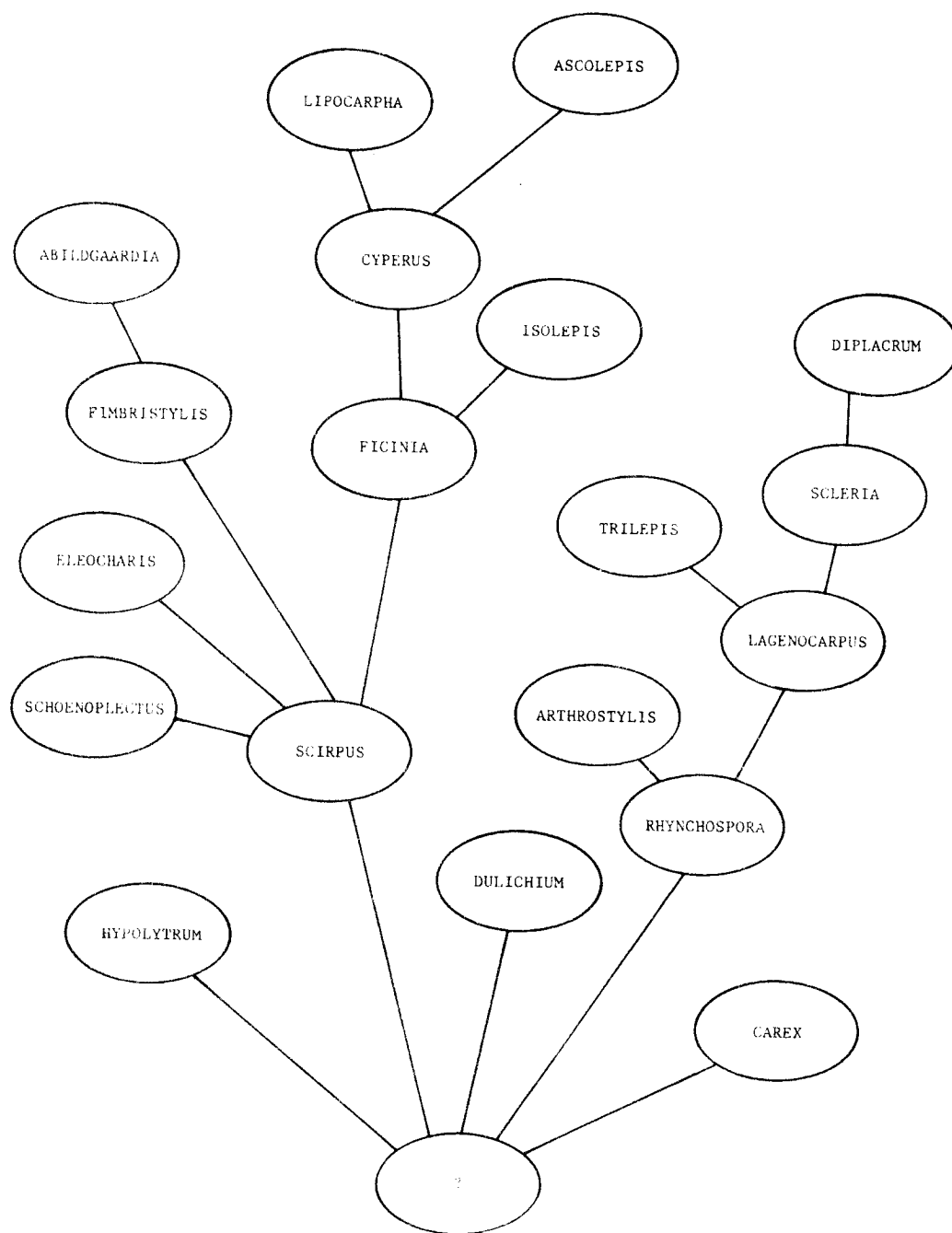


FIG. 2.2

Semofyلة van de bloemgesteltype.

## 5. De voorgestelde bloeitypologie (FIG. 2.2)

---

De verschillende types worden hier vermeld en besproken min of meer volgens hun orde van optreden in de tribus 1 tot 17. Ze worden kort beschreven met hun differentiërende kenmerken, vaak met vermelding van enige afwijkende vormen en varianten; tenslotte wordt ook aangegeven in welke tribus het betreffende type kan worden aangetroffen.

Deze typologie is als een voorlopige poging tot samenvatting van de huidige inzichten te beschouwen, 1) omdat de totale variabiliteit binnen elk van de meer dan 120 genera verre van voldoende bekend is, en 2) omdat met nog te weinig "secundaire" kenmerken rekening is gehouden bij deze klassering.

### 1. Hypolytrum-type (FIG. 8.1.1, 8.1.5, 8.1.10)(\*A: FOTO 1.4.1B)

Bloemetjes tweeslachtig, met laminaire glumellae; laterale bloemetjes aan de basis omgeven door twee laterale en meestal gekielde en getande glumellae. Aartjes met talrijke, spiralig geplaatste glumae, veelbloemig. Makrobloemgestel veelvormig, van pluim over corymbus en anthela naar een hoofdje, tot zelfs alleenstaande aartjes. Zelden ontbreken de laterale bloemetjes, zodat dan ook de kenmerkende gekielde glumellae ontbreken (Chrysitrix).

Bij - Hypolytreae,  
- Chrysitricheae.

### 2. Scirpus-type (FIG. 8.3.1, 8.4.2)(\*A: FOTO 3.1.2)

Bloemetjes tweeslachtig, met in principe 3+3 glumellae; vruchtje zonder gedifferentieerde of geartikuleerde stijlbasis. Aartjes met talrijke spiralig geplaatste glumae, veelbloemig. Makrobloemgestel een terminale pluim, een corymbus of een anthela, steeds met NVP, soms verdicht, soms sterk verarmd; deze habitueel extreem verschillende vormen gaan via overgangstypes gradueel in elkaar over.

Bij - Scirpeae p.p. (Phylloscirpus p.p., Sumatrosirpus,  
Baeothryon, Eriophorum, Scirpus),  
- Fuireneae p.p. (Fuirena p.p., Pseudoschoenus, Hymenochaeta, Bolboschoenus).

### 3. Schoenoplectus-type (FIG. 8.4.5)(\*A: FOTO 4.5.3)

Bloemetjes tweeslachtig, met in principe 3+3 glumellae die echter vaak zijn gereduceerd. Aartjes met talrijke spiralig geplaatste glumae, veelbloemig. Makrobloemgestel pseudolateraal met een pseudoternminale, vaak stengelachtige bractea, met een meestal hoofdjesachtig samengetrokken NVP bloemge-

stel, minder algemeen een partieel samengetrokken anthela, zelden gereduceerd tot 1 aartje.

Door de gereduceerde glumellae is dit type soms moeilijk te onderscheiden van het Isolepis-type, hoewel bij dit laatste elk spoor van glumellae ontbreekt.

Bij - Scirpeae p.p. (Phylloscirpus p.p.),  
- Fuireneae p.p. (Fuirena p.p., Schoenoplectus).

#### 4. Eleocharis-type (FIG. 8.5.1, 8.5.3)(\*A: FOTO 5.1.3)

Bloemetjes tweeslachtig met in principe 3+3 glumellae (zelden gereduceerd), vruchtje gekroond door een geartikuleerde, gedifferentieerde en blijvende stijlbasis. Aartjes met spiralig geplaatste, zelden distiche glumae, 1-veelbloemig; laagste kafje meestal met een bijzondere functie: geassocieerde bractea. Makrobloemgestel altijd tot 1 aartje herleid.

Bij - Eleocharideae.

#### 5. Fimbristylis-type (FIG. 8.6.1, 8.6.5)(\*A: FOTO 6.1.2)

Bloemetjes tweeslachtig, zonder glumellae, ovarium met gedifferentieerde en vaak verdikte, soms blijvende stijlbasis. Aartjes met talrijke spiralig geplaatste glumae, veelbloemig. Makrobloemgestel een (samengestelde) anthela; vaak hoofdjesachtig samengetrokken, soms gereduceerd tot het terminale aartje.

Nemum wijkt enigzins af, door de lang blijvende glumae, de gladde vruchtwand, en de weinig gedifferentieerde stijlbasis.

Bij - Abildgaardieae p.p. (Fimbristylis p.p., Bulbostylis p.p., Nelmesia, Nemum).

#### 6. Abildgaardia-type (FIG. 8.6.3, 8.6.4)(\*A: FOTO 6.4.3)

Bloemetjes tweeslachtig, zonder glumellae, ovarium met gedifferentieerde en verdikte stijlbasis. Aartjes met talrijke distich geplaatste glumae, veelbloemig. Makrobloemgestel een (samengestelde) anthela, vaak hoofdjesachtig samengetrokken, ook dikwijls met 1 of slechts enkele aartjes.

Bij - Abildgaardieae p.p. (Fimbristylis p.p., Crosslandia, Abildgaardia, Bulbostylis p.p.).

Nota. Wellicht door parallelle evolutie is binnen de Cypereae het zeer gelijkend Cyperus-type tot ontwikkeling gekomen. Dit laat zich slechts met moeite van het Abildgaardia-type onderscheiden, a.h.v. fijne bloemkenmerken...



7. Ficinia-type (FIG. 8.7.1, 8.7.2)(\*A: FOTO 7.1.6)

Bloemetjes tweeslachtig, zonder glumellae, maar vaak met goed ontwikkeld hypogynium. Aartjes met spiralig geplaatste glumae, zelden distich, veelbloemig. Makrobloemgestel veelvormig, in principe pluimvormig, echter vaak samengetrokken tot zelfs hoofdjesachtig of gereduceerd tot een enkel aartje.

Bij - Ficinieae p.p. (Desmoschoenus, Eleogiton, Ficinia p.p.).

8. Isolepis-type (FIG. 8.7.3)(\*A: FOTO 7.2.4)

Bloemetjes tweeslachtig, zonder glumellae. Aartjes met spiralig geplaatste glumae, zelden distich, veelbloemig. Makrobloemgestel pseudolateraal met pseudoterminal min of meer stengelachtige bractea en een hoofdjesachtig samengetrokken NVP bloemgestel, niet zelden tot 1 aartje herleid, soms een samengestelde anthela van hoofdjes.

Bij - Ficinieae (Isolepis, Ficinia p.p.),  
- Cypereae p.p. (Scirpoides).

9. Cyperus-type (FIG. 8.8.1, 8.8.2, 8.8.5)(\*A: FOTO 8.5.1-2)

Bloemetjes tweeslachtig, zonder glumellae. Aartjes in principe veelbloemig, met distiche (zelden spiralig geplaatste) glumae, glumae soms gereduceerd tot 2, met 1-2 bloemetjes. Makrobloemgestel een (ev. samengestelde) anthela met ijl spiralig geplaatste tot dicht digitate groepjes aartjes op een lange tot korte aaras, soms volledig hoofdjesachtig samengetrokken, soms herleid tot 1 enkele aar; een topaartje is vrijwel altijd aanwezig.

Bij - Cypereae (Cyperus, Courtoisina, Kyllinga, Pycnus, Queenslandiella, Mariscus, Torulinum, Sphaerocyperus, Remirea, Androtrichum, Oxycaryum, Kyllingiella).

Nota. Hier heb ik lange tijd geaarzeld om toch maar te proberen om dit type in enkele meer nauwkeurig omschreven deeltypes op te splitsen, vooral onder de indruk van het opmerkelijk verschil tussen het typisch chlorocyperoïde en het typisch eucyperoïde bloemgestel. Beide extremen zijn zeer eenvoudig herkenbaar, nl. door de aanwezigheid van aarvormige deelbloemgestellen met meestal talrijke (meer dan 6), min of meer open spiralig geplaatste aartjes versus de digitate deelbloemgestellen met een gering aantal (2-6) zeer dicht op een geplaatste aartjes. Te veel konvergenties en overgangsvormen maken echter dat ze in de praktijk niet duidelijk uit-

een te houden zijn. Ook Cyperus papyrus L. kwam door zijn merkbaar gespecialiseerd bloemgestel in aanmerking voor een erkenning als type, maar voor deze ene soort (en misschien enkele verwante) met eigenlijk secundaire verschillen lijkt me dit niet verantwoord.

10. Ascolepis-type (FIG. 8.8.6, 8.8.7, 8.8.8)(\*A: FOTO 8.13.1)

Bloemetjes tweeslachtig, zonder glumellae. Aartjes eenbloemig, met gereduceerd tot verdwenen profyl, een goed ontwikkelde eerste gluma, en soms een rachilla met zeer rudimentaire tweede gluma, geaxilleerd door een kleine bractea. Makrobloemgestel met 1-enkele zittende of gesteelde aren, zelden een dubbele anthela van aren met talrijke dicht spiralig geplaatste bracteeae, zonder topaartje.

Bij - Cypereae p.p. (Ascopholis, Alinula, Ascolepis).

11. Lipocarpa-type (FIG. 8.8.9, 8.8.10)(\*A: FOTO 8.19.1)

Bloemetjes tweeslachtig, zonder glumellae. Aartjes eenbloemig met sterk gereduceerde tot verdwenen profyl en eerste gluma, geaxilleerd door een grote, sterk ontwikkelde bractea. Makrobloemgestel met 1-enkele zittende aren met talrijke, dicht spiralig geplaatste bracteeae, zonder topaartje.

Bij - Cypereae p.p. (Lipocarpa, Volkiella).

12. Dulichium-type (FIG. 8.9.1, 8.9.2)(\*A: FOTO 9.1.1)

Bloemetjes tweeslachtig, met 3+3 of meer fijne glumellae. Aartjes met spiralig geplaatste of distiche glumae, en met fertiel profyl, veelbloemig. Makrobloemgestel een pluim of vereenvoudigd tot een aar.

Bij - Dulichieae.

13. Arthrostylis-type (FIG. 8.10.1, 8.10.2)(\*A: FOTO 10.2.1B)

Bloemetjes tweeslachtig, zonder glumellae, omhuld door de hogere gluma. Aartjes met distiche of spiralig geplaatste glumae, die elkaar omhullen en alle samen afvallen, armbloemig. Makrobloemgestel een dichte enkelvoudige of samengestelde NVP-aar, zelden een open anthela.

Bij - Arthrostylideae.

14. Rhynchospora-type (FIG. 8.11.1, 8.12.1)(\*A: FOTO 11.1.1-10)

Bloemetjes tweeslachtig, met of zonder glumellae, telkens omhuld door de hogere gluma. Aartjes met distiche of spiralig geplaatste glumae, meestal armbloemig, zelden veelbloemig. Makrobloemgestel veelvormig, met zeer frekvent PVP.

Bij - Rhynchosporeae,  
- Schoeneae.

Nota. Deze "omhulling" is binnen de Cyeroideae slechts van deze tribus bekend, bij de Sclerioideae is ze bvb. ook waargenomen bij de Trilepideae. Soms is het een moeilijk waarneembaar kenmerk, vooral bij veelbloemige aartjes of in vruchtrijpe toestand. Een nauwkeuriger begrip van het ontstaan, m.a.w. een ontogenetische verklaring is bijzonder gewenst.

15. Lagenocarpus-type (FIG. 8.13.1, 8.13.4)(\*A: FOTO 13.1.3)

Bloemetjes eenslachtig; vrouwelijke bloemetjes met 3 glumellae t.h.v. zijden van het vruchtje. Aartjes eenslachtig, met spiralig geplaatste glumae, armbloemig. Makrobloemgestel een min of meer open PVP-pluim.

Exochogyne vormt hier een notoire uitzondering, met haar distiche glumae, lateraal afgeplat vruchtje zonder glumellae, en sterk bootvormig ontwikkelde primaire bracteae die de PVP-zijassen (bijna) helemaal omsluiten.

Bij - Cryptangieae.

16. Trilepis-type (FIG. 8.14.1, 8.14.3)(\*A: FOTO 14.2.2)

Bloemetjes eenslachtig; vrouwelijke bloemetjes met 3 glumellae t.h.v. de vruchtzijden. Aartjes 1- of 2-slachtig, met een vaak complex profyl en enkele distiche glumae, armbloemig. Makrobloemgestel een pluim van gesteelde, zeer dichte aren zonder topaartje.

Bij - Trilepideae.

17. Scleria-type (FIG. 8.15.1, 8.15.3)(\*A: FOTO 15.1.1-6)

Bloemetjes eenslachtig; vrouwelijke bloemetjes met een 3-lobbige cupula t.h.v. de ribben. Aartjes 1- of 2-slachtig, met distiche glumae, armbloemig. Makrobloemgestel een pluim, maar vaak onder een afgeleide vorm met min of meer samgetrokken zijtakken.

Bij - Sclerieae.

18. Diplacrum-type (FIG. 8.16.3, 8.16.6)(\*A: FOTO 16.1.1B)

Bloemetjes eenslachtig. Aartjes eenslachtig; mannelijk aartje met enkele distiche glumae die elk een enkele meeldraad axilleren; vrouwelijk aartje met 1-veel glumae, waarvan de bovenste soms volledig rond het ene vruchtje is vergroeid, en de enige vrouwelijke bloem blijkbaar -of schijnbaar?- terminaal geplaatst, met soms een 3-lobbige cupula t.h.v. de vruchtribben.

Bij - Bisboeckelereae.

19. Carex-type (FIG. 8.17.1, 8.17.5)(\*A: FOTO 17.4.5)

Bloemetjes eenslachtig, zonder glumellae. Aartjes 1- of 2-slachtig; mannelijke aartjes met talrijke spiralig geplaatste glumae; vrouwelijke aartjes eenbloemig met fertiel en omhullend profyl; tweeslachtige aartjes met fertiel profyl en 1-enkele spiralig geplaatste glumae met elk een mannelijk bloemetje. Makrobloemgestel een pluim van aren, maar vaak als afgeleide vorm met sterk verschillende habitus.

Bij - Cariceae.

## 6. Sleutel tot het bepalen van het bloemgesteltype

1A. Bloemetje met twee laterale gekielde laminaire glumellae, of meeldraden zeer talrijk ..... Hypolytrum

B. Niet zo ..... 2

2A. Minstens 1 bloemetje tweeslachtig ..... 3

B. Alle bloemetjes eenslachtig ..... 15

3A. Laterale aartjes met een fertiel profyl ..... Dulichium

B. Niet zo ..... 4

4A. Bloemetje omhuld door de flanken van de hogere gluma . 5

B. Niet zo ..... 6

- 5A. Bloemetjes zonder glumellae; glumae vallen alle samen el-  
kaar omhullend af; bloemgestel volledig volgens het NVP  
opgebouwd ..... Arthrostylis
- B. Niet zo ..... Rhynchospora
- 6A. Glumellae aanwezig ..... 7
- B. Glumellae afwezig ..... 9
- 7A. Bloemgestel één terminaal aartje; stijlbasis geartiku-  
leerd en verdikt ..... Eleocharis
- B. Niet zo ..... 8
- 8A. Bloemgestel terminaal; glumellae vaak verlengd, vermeer-  
derd of gespecialiseerd ..... Scirpus
- B. Bloemgestel pseudolateraal; glumellae vaak min of meer  
gereduceerd ..... Schoenoplectus
- 9A. Stijlbasis geartikuleerd, vaak verdikt, soms blijvend ..  
..... 10
- B. Niet zo ..... 11
- 10A. Glumae spiralig geplaatst ..... Fimbristylis
- B. Glumae distich ..... Abildgaardia
- 11A. Glumae 1 of 0 per aartje; bloemgestel met aartjesachtige  
aren, waarbij de bractea glumae lijken ..... 12
- B. Glumae 2 of meer per aartje; aartjes meestal goed als zo-  
danig herkenbaar ..... 13
- 12A. Gluma groter dan bractea; gluma groot en stevig, het  
bloemetje omhullend ..... Ascolepis
- B. Gluma kleiner dan bractea; gluma teer, dun, hyalien, of  
verdwenen ..... Lipocarpa

- 13A. Glumae distich, zelden spiralig geplaatst, maar dan vrucht zonder hypogynium; bloemgestel vaak een anthela, soms hoofdjesachtig, maar dan met enkele bladachtige bracteae ..... Cyperus
- B. Glumae spiralig geplaatst, zelden distich, maar dan vrucht met hypogynium ..... 14
- 14A. Bloemgestel pseudolateraal ..... Isolepis
- B. Bloemgestel terminaal ..... Ficinia
- 15A. Vrouwelijke bloemetjes geaxilleerd en min of meer omhuld door een fertiel profyl ("utriculus") ..... Carex
- B. Niet zo ..... 16
- 16A. Vruchtje met glumellae, zelden zonder, maar dan vruchtje dimeer en lateraal afgeplat ..... 17
- B. Vruchtje zonder glumellae, soms met een cupula ..... 18
- 17A. Bloemgestel met gesteelde, dichte NVP aren van kleine aartjes ..... Trilepis
- B. Niet zo ..... Lagenocarpus
- 18A. Aartjes 1- of 2-slachtig; vrouwelijk bloemetje duidelijk lateraal, geaxilleerd door een gluma; mannelijk bloemetje met 3(-1) meeldraden ..... Scleria
- B. Aartjes 1-slachtig; vrouwelijk bloemetje blijkbaar terminaal, soms omhuld door de vergroeide bovenste gluma; mannelijk bloemetje met 1 meeldraad ..... Diplacrum

## B. Over aartjes en bloemetjes

---

"Differences of floral morphological interpretation may be one of the most important reasons why there is at present no classification of the family that is wholly satisfactory." (METCALFE 1969: 782).

"Wie einleitend aufgezeigt wird, hängen die bisherigen Versuche einer Gliederung der Cyperaceen und die Frage ihrer verwandtschaftlichen Stellung weitgehend von dem Bau der blühenden Region ab." (SCHULTZE-MOTEL 1964: 164).

### 1. Inleiding

---

De hoofdtrekken van de meeste systematische indelingen van de Cyperaceae zijn in de eerste plaats afhankelijk van de gehuldigde opvattingen i.v.m. de bloeistrukturen en de aanvaarde homologierelaties. In essentie gaat het hier om structuren van verschillende orde (een aartje is nl. een eerstegraads aggregaat van anthoïden), maar aangezien niet zelden sommige aartjes als anthoïden (of "bloemetjes") worden beschouwd en omgekeerd, worden ze hier beide samen behandeld. Vermits het om een allerbelangrijkste materie gaat, worden de verschillende "scholen" hier gedetailleerd belicht.

Het eigen onderzoek is hier toegespitst op een nauwkeurige analyse van de aartjes (zowel bloeiende als vruchtzettende moeten worden bestudeerd). Vaak worden ze integraal getekend, eventueel in verschillende standen, waaruit de ligging van tenminste de buitenste glumae kan worden afgeleid. Vervolgens verwijderden we één voor één de verschillende glumae, die op de korrekte volgorde worden gehouden; ondertussen noteren we of ze al dan niet een anthoïde (2-slachtig, m of vr) axillieren. Al naar gelang van het geval kan het van belang zijn om bepaalde eigenschappen te noteren of te tekenen van de glumae, de anthoïden of delen ervan, de rachilla, ... Wanneer het gehele aartje op deze wijze is geanalyseerd, is het mogelijk om d.m.v. een schematisch bovenzicht de ligging van glumae, anthoïden of hun delen weer te geven (MEERT & GOETGHEBEUR 1979: fig. 24-25).

Hier is het ook nodig om vooraf even de gebruikte termen te omschrijven:

1) anthoïde: (= "bloemetje") is een individueel aggregaat van meeldraden en/of stamper, met of zonder glumellae;

2) glumella: is een onderdeel van een anthoïde, van bladachtige natuur, en fungeert in principe als draagblad van een (al of niet ontwikkelde) meeldraad, verder veelvormig en vaak ontbrekend;

3) gluma: is een kafje dat in principe een anthoïde axilleert; lege glumae komen evenwel frekwent voor, als onderdelen van arm-bloemige aartjes;

4) aartje: is een in principe racemeus gebouwd aggregaat van enkele dicht opeen geplaatste glumae, met de door hen geaxilleerde anthoïden; men kan een onderscheid maken tussen laterale en terminale aartjes, d.w.z. resp. met en zonder profylachtig gevormde basale gluma; interpretatieproblemen kunnen ontstaan bij reductie of zelfs volledig verdwijnen van de profyllen, en verder is het internodium tussen profyl en gluma 1 niet zelden gestrekt en veel langer dan de volgende.

5) aartjesprofyl: is de basale gluma van een lateraal aartje, adaxiaal gelegen tussen de aartjesas en de hoofdas, meestal tweekielig, tweetoppig en vaak van de andere gluma gescheiden door een verlengd internodium; het is meestal leeg maar kan een 1-slachtige vr (Cariceae) of een 2-slachtige anthoïde (Dulichieae) axilleren; slechts zelden ontbreekt deze profylachtige gluma, ze is verdwenen bij bepaalde taxa met een dicht samengetrokken bloemgestel (vb. Kyllingiella, Schoenus p.p., Mesomelae-na,... of bij bepaalde taxa waar de steeltjes van de laterale aartjes dicht oengepakt zitten in de lange, buisvormig gesloten schede van een bractea (vb. Afrotrilepis, Gahnia,...);

6) bractea: is een kafje dat in principe een aartje of een hogere eenheid axilleert; lege bracteae komen ook voor, als onderdeel van een aar met weinig aartjes;

7) aar: aartjes kunnen op hun beurt verenigd zijn in een hogere structuur, in een aar; een enkelvoudige aar bestaat in principe uit een terminaal aartje en 1-enkele of veel laterale aartjes, elk zittend of kort gesteeld in de oksel van een bractea; deze basisvorm kan door bepaalde afwijkingen of extreme ontwikkelingen op uiteenlopende wijzen worden verwezenlijkt:

- a. het terminale aartje kan ontbreken, zoals in genera met sterk gereduceerde eenbloemige aartjes, spiralig geplaatst en dicht oengepakt op een cylindrische of konisch verbrede as (vb. Ascolepis, Lipocarpha), ook in andere genera kan dit sporadisch worden aangetroffen;
- b. de normaal zittende aartjes kunnen ook langgesteeld zijn door de sterke ontwikkeling van het eerste rachilla-internodium, d.w.z. het asdeel tussen het profyl en de eerste gewone gluma, vaak (maar niet alleen daar) gerealiseerd in taxa waar de bracteae over een bepaalde afstand gesloten buisvormig rond de aaras zijn gegroeid (vb. Lagenocarpus, Scleria p.p., Rhynchospora p.p., Schoenus p.p.,...).



Net zoals bij de aartjes, kan men ook hier laterale en terminale aren onderscheiden, mutatis mutandis op dezelfde manier te definiëren, d.w.z. gluma is te vervangen door bractea, en anthoïde door aartje; verder zijn er de complexe aren (van tweede, derde, vierde, ... graad), die herkend worden aan de lagere zijtakken die i.p.v. een aartje zelf een (complexe) aar dragen.

## 2. Enige theorieën

---

### a. Cymeuze versus racemeuze aartjes (FIG. 2.3)

---

Voor zover bekend hebben als eerste PAX (1886: 290) en CELAKOVSKY (1887) de mening naar voor gebracht dat de aartjes niet bij alle Cyperaceae racemeus gebouwd zouden zijn, en meer bepaald in de rhynchosporoïde groep zouden "aartjes" met cymeuse bouw voorkomen, d.w.z. met een terminale anthoïde en een zijtakje geaxilleerd door de gluma onder deze terminale anthoïde, repetitief volgens dit systeem zodat uiteindelijk een cymeus, waaievormig anthoïdenaggregaat is gevormd. Bij het formuleren van deze ideeën werd die auteur gesteund door enkele waarnemingen bij Schoenus-soorten, waarbij de rachilla sterk golvend is, de anthoïden schijnbaar terminaal staan op waaievormig geplaatste takjes, en telkens (uitgezonderd de eerste) twee kafjes bezitten die als resp. axillerende bractea en profyl kunnen worden geïnterpreteerd. Deze opvatting is een tijdlang en vogue geweest, en gevolgd door o.a. PFEIFFER (1925e), KÜKENTHAL (1938a: 2), MATTFELD (1936a), KERN (1958: 798 & 1962a: 145), MORA (1959: 318-322) en KUBITZKI (1966). Dit heeft ook geleid tot het oprichten van een onderfamilie Rhynchosporoideae, precies op grond van de vermeende cymeuse bouw van het aartje (ASCHERSON & GRAEBNER 1904: 339).

Enkele van deze auteurs gingen verder, en dachten m.i. zeer terecht dat een dergelijk verschil in bloemgestelbouw niet aannemelijk lijkt binnen een anders vrij homogene familie. Zij hebben dan ook de bovenvermelde stelling uitgebreid en huldigden een cymeuse bouw voor alle Cyperaceae-aartjes, dus ook bij de soorten uit de Cypereae, Scirpeae, etc., waar de cymeusiteit echter niet (meer) aantoonbaar is, in tegenstelling tot de situatie bij de Rhynchosporoideae. RAYNAL (1971: 601-602) heeft echter op een eenvoudige manier aangetoond dat een cymeuse bouw voor de Cypereae-aartjes zeer onwaarschijnlijk en eigenlijk in tegenspraak is met een aantal feiten (bouw van de rachilla, aan- en afwezigheid van bladsporen, ...).

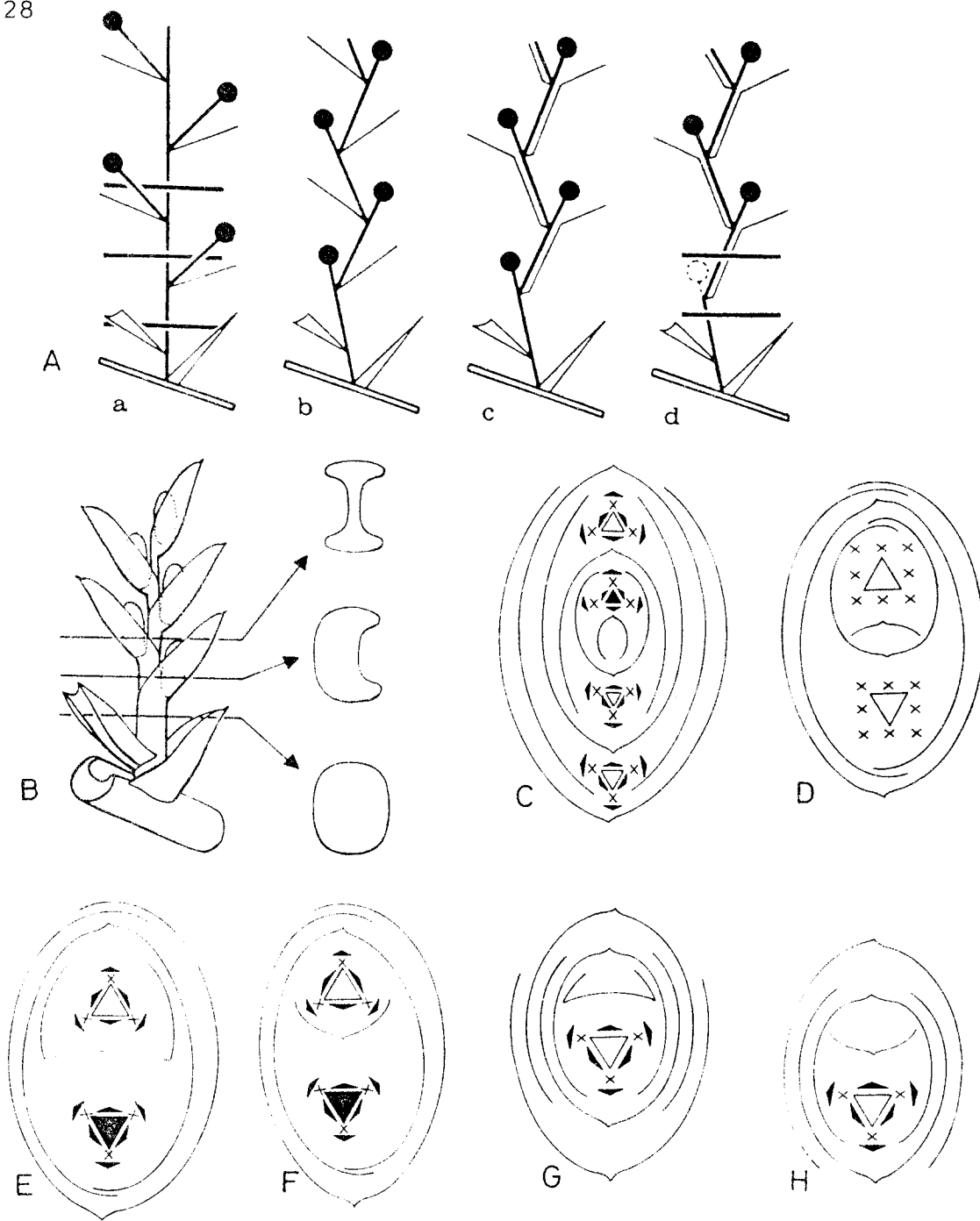


FIG. 2.3

Struktuur van het aartje —A: enkele mogelijke interpretaties, met a) racemeus (aartje), b) cymeus (waaier), c) en d) cymeus (waaier met p.p. vergroeide bracteae en PVP); in a) en d) zijn de 3 resp. 2 verschillende doorsneden aangegeven. —B: de effectief waargenomen 3 verschillende doorsneden wijzen in de richting van de racemeuse interpretatie. —C-H: omhulling van de bloemetjes door de hogere gluma bij diverse rhynchosporoïde soorten, waarbij de hoogste gluma al of niet profylloïd kan zijn vervormd, zowel in tweebloemige als in eenbloemige aartjes. (A-B: uit RAYNAL 1971: fig. 7 & 8; C: *Schoenus nigricans* L.; D: *Tetraria octandra* (C.B. Clarke) Kük.; E: *Costularia natalensis* C.B. Clarke; F: *C. xyridoides* (Dän.) Kük.; G: *Oreobolus ambiguus* Kük. & van Steenis; H: *O. pumilio* R.Br.).

Uit de gegevens in de vorige alinea heb ik dus besloten om een racemeuse bouw voor alle aartjes aan te nemen, en als probleem stelt zich dan het vinden van een verklaring voor de bijzondere bouw van de rhynchosporoïde aartjes. De voorgestelde oplossing is eenvoudig: deze aartjes zijn gewoon racemeus gebouwd, met laterale glumae, waarvan sommige een anthoïde axilleren, maar hun resp. anthoïden worden p.p. omhuld door de flanken van de zich eerder ontwikkelende hogere glumae (FIG. 2.3). De profylachtige verschijningsvorm van de hoogste glumae kan makkelijk worden verklaard als resultaat van de druk die op deze kafjes wordt uitgeoefend, vermits ze gelegen zijn tussen twee anthoïden met zwellende antheren (FIG. 2.3). Deze verklaring is veel eenvoudiger dan die door CELAKOVSKY (l.c.) wordt gegeven. Ze biedt ook een hogere konformiteit aan de algemene structuur van het Cyperaceae-bloemgestel, vermits op deze wijze wordt aangenomen dat alle aartjes op dezelfde manier zijn opgebouwd, en daarenboven ook alle anthoïden eenzelfde ligging vertonen t.o.v. de axillerende glumae, nl. een vlakke zijde van het driekantig vruchtje naar de rachilla gekeerd, en een rib naar de middennerf van de gluma, de drie meeldraden telkens t.h.v. een rib van het vruchtje.

Terwijl ik me deze mening aan het vormen was, kwamen me uit de litteratuur twee belangrijke publikaties ter beschikking. HAINES (1967) en EITEN (1976a) hebben beide ook een groot aantal dissecties en nauwkeurige analyses van bloemgestellen en aartjes verricht, en uit gelijkend feitenmateriaal hebben beide auteurs onafhankelijk van elkaar dezelfde konklusies bereikt, die ook hier worden verdedigd: racemeuse bouw voor alle Cyperaceae-aartjes, alle anthoïden lateraal in de oksel van een gluma (behalve in enkele uitzonderlijke gevallen, en ook dan is er slechts 1 terminale anthoïde), en de anthoïden altijd op dezelfde wijze georiënteerd t.o.v. de axillerende gluma en de rachilla.

#### b. Euanthium versus pseudanthium.

-----

Dit is een oud twistpunt in de cyperologie, dat eigenlijk neerkomt op de vraag naar de primitieve toestand van de anthoïden: zijn de 2-slachtige anthoïden oorspronkelijk, en de 1-slachtige hieruit afgeleid door reductie (euanthium-theorie), of zijn de 1-slachtige oorspronkelijk en de 2-slachtige hieruit afgeleid door condensatie (pseudanthium-theorie)? Een antwoord volgt; wellicht hebben beide een deel van het gelijk!

Heel veel auteurs hebben zich in deze discussie gemengd, en het is ondoenlijk om al deze verschillende meningen weer te geven. We belichten hier een aantal van de meer bekende of op

een of andere wijze belangwekkende publikaties. Vooraf nog dit: een groot deel van de verwarring en tegenstrijdigheden rond dit punt zijn voortgekomen uit het nalaten om een duidelijke omschrijving voor de gebruikte termen te verstrekken (met als gevolg een verkeerd of dubbelzinnig gebruik) en uit het verkeerd leggen van de homologierelaties. Konkrete kritiek wordt gegeven bij de behandeling van de diverse auteurs.

Reeds van zeer vroeg (DE JUSSIEU 1789: 26-28) werden twee grote groepen in de Cyperaceae onderscheiden, nl. soorten met 1-slachtige bloemetjes, en soorten met 2-slachtige. Auteurs die de tweeslachtige groep vooraan in hun systeem plaatsten, kunnen als euanthium-verdedigers worden beschouwd; indien de 1-slachtige groep als eerste werd behandeld, dan zou men de auteurs van dergelijke systemen als pseudanthium-aanhangers kunnen zien. Deze benadering lijkt me eigenlijk niet realistisch, aangezien veel van de bedoelde auteurs op geen enkele wijze hebben uitgeweid over hun inzichten inzake de verwantschap tussen de 1- en 2-slachtige groep. Het al of niet vooraan plaatsen van de 2-slachtige groep wijst in die gevallen niet noodzakelijk op een erkenning van de 2-slachtigheid als primitieve toestand, hoewel in het algemeen waarschijnlijk deze mening overheerste. Een probleem vormden de Hypolytreae, en naargelang de structuur gedragen door een gluma als "bloemetje" of "aartje" werd beschouwd, kwamen deze genera in de 2-slachtige, resp. 1-slachtige groep terecht. Ook veel rhynchosporoïden leverden interpretatieproblemen op, en deze groep wordt vaak op zeer onnatuurlijke wijze opgedeeld en de onderdelen over diverse tribus of onderfamilies verspreid.

Zeër geleidelijk zijn korrekties aangebracht aan de vroegere onnatuurlijke systemen, en een grote stap voorwaarts was de publikatie van BENTHAM (1883), waarin reeds de grote trekken van het hier aanvaarde systeem waren neergelegd. De volgende stap in de goede richting bracht eigenlijk weinig écht nieuws aan het licht, maar lijkt eerder een herontdekking van de visie van BENTHAM; ze is verwoord door MATTFELD (1936a), maar nog zeer verward, mede doordat deze auteur toen nog niet was losgekomen van het oude systeem (MATTFELD 1936b). Een Cyperaceae-monografie in manuscript-vorm door diezelfde auteur is tijdens de tweede wereldoorlog in Berlijn vernietigd. Na hem volgden HOLTUM (1948), KERN (1962a), SCHULTZE-MOTEL (1964) en KUKKONEN (1967a), die alle min of meer onafhankelijk van elkaar tot gelijkende konklusies zijn gekomen, en die (ten dele) ook hier worden verdedigd.

#### A. BENTHAM (tabel 2.1)

De algemene trend volgend, plaatste BENTHAM (1878: 248-250) de 2-slachtige en de 1-slachtige tribus bij elkaar, maar nog zonder deze scheiding taxonomisch te waarderen. Wat later (1881a: 365-366) werden ze als afzonderlijke eenheden beschreven, om tenslotte in de monumentale Genera Plantarum (1883: 1038-1039) een taxonomische erkenning te krijgen als Monoclines

en Diclines. Mogelijke punten tot kritiek zijn te vinden in het aanvaarden van de visie dat de 1-slachtige tribus een monofyletische groep zouden vormen, zonder duidelijke argumenten naar voor te brengen om dat te bewijzen; ook ontbreekt een fylogenetische aanduiding van de relaties tussen de tribus die de Monoclines vormen; verder zijn er ook een aantal vreemde elementen in bepaalde tribus geslopen (Dichromena en Psilocarya in de Scirpeae, Ascolepis in de Hypolytreae, Remirea in de Rhynchosporae, Kobresia in de Sclerieae). Niettemin blijft dit systeem verdienstelijk omdat 1) de kloof die tussen de 2- en 1-slachtige anthoïden bestaat, zeer duidelijk wordt getoond, en 2) de 2-slachtige tribus voorop zijn geplaatst, in tegenstelling tot de situatie bij DE JUSSIEU (1789: 26-28), waar ook wel de twee groepen tribus worden erkend, maar de 1-slachtige eerst komen. Tenslotte wijst BENTHAM (1883: 1051) ook op de sleutelpositie die door Scirpus membranaceus (cf. Hellmuthia) wordt ingenomen: een soort die duidelijke affiniteiten met de Hypolytreae vertoont, maar anderzijds sprekend op een Scirpus (s.l.!) is gaan lijken; zich daarop baserend neemt BENTHAM de homologie aan van het Hypolytrum-aartje met dat van een Scirpus.

#### B. MATTFELD (tabel 2.2)

Deze auteur is voor zover mij bekend als eerste sterk de nadruk gaan leggen op het rekonstrueren van semofyletische en eventueel fylogenetische lijnen die bestaan tussen de deelbloemgestellen (i.c. aartjes), resp. taxa binnen de Cyperaceae. Zo wordt opnieuw de homologierelatie tussen een Mapania-"bloemetje" en een Scirpus-"bloemetje" als zeer waarschijnlijk voorgesteld, net als de reductielijn van Cyperus naar "Hemicarpha", en de heterogeniteit van Scirpus; er wordt ook opnieuw gewezen op de brede kloof tussen de 1- en 2-slachtige bloemetjes. Maar - en dit is nieuw- MATTFELD (1936a & 1936b) heeft duidelijk gezien dat de "kloof" in een bepaalde richting minder breed is, nl. vertrekkend van een "bloemgestel" met 1-slachtige "bloemetjes" kunnen door reductie en condensatie 2-slachtige "bloemetjes" worden afgeleid.

Deze hypothese wordt echter weer te algemeen gesteld en te ver doorgedreven, wanneer hij alle 1-slachtige "bloemetjes" als primitief stelt, en alle 2-slachtige hieruit laat afleiden. Nog veel meer punten van kritiek zijn mogelijk: 1) het Hypolytrum-bloemetje en een Scleria-aartje worden als homologen voorgesteld, 2) alle Cyperaceae-aartjes zouden cymeus zijn opgebouwd (cf. CELAKOVSKY 1887), 3) het vr bloemetje bij Scleria zou terminaal staan op de aartjesas, 4) het Dulichium-bloemetje wordt voorgesteld als een pseudanthium van twee reeksen meeldraden (5+3) en een centraal gynoecium, 5) Ascolepis is op een verkeerde plaats in de cyperoïde reductiereeks geplaatst.

Tabel 2.1 : Cyperaceae-indeling volgens BENTHAM (1883)

A. <b>Monoclines</b>	tribus	1. Scirpeae
		2. Hypolytreae
		3. Rhynchosporae
B. <b>Diclines</b>	tribus	4. Cryptangieae
		5. Sclerieae
		6. Cariceae

Tabel 2.2 : Cyperaceae-indeling volgens MATTFELD (1936b)

subfamilie <b>Caricoideae</b>	tribus	Bisboeckelerieae
		Sclerieae
		Cariceae
subfamilie <b>Scirpoideae</b>	tribus	Cypereae
		Scirpeae
		Rhynchosporae
		Gahnieae

Tabel 2.3 : Cyperaceae-indeling volgens HOLTUM (1948)

tribus	Hypolytreae
	Scirpeae
	Rhynchosporae
	Sclerieae
	Cryptangieae
	Cariceae

## C. HOLTUM (tabel 2.3)

In een bijzonder goed doordacht en helder geformuleerde uiteenzetting heeft HOLTUM (1948) de grondvesten gelegd van de recente opvattingen over de Cyperaceae, die meer en meer veld aan het winnen zijn. Onafhankelijk van dit werk ben ik zelf tot zeer gelijkende konklusies geraakt, en veel kritiek kan ik bijgevolg niet leveren, tenzij op het wat dubbelzinnige gebruik van termen als bloemetje en aartje.

Vooreerst wordt duidelijk gesteld dat zonder een grondige kennis van de tropische Cyperaceae geen gefundeerd oordeel over die familie mogelijk is. Want wat blijkt: de Hypolytreae, een tribus van soorten abundant in het equatoriale regenwoud, lijken het grootste aantal primitieve kenmerken te akkumulieren. Enkele genera worden in detail besproken inzake de bloembouw en de link met Scirpus via S. membranaceus wordt ook hier vermeld. Ook het probleem van de trimerie wordt uitvoerig besproken, met argumenten pro of contra het pentacyclische dan wel hypolytroïde patroon, waarbij het laatste als meer waarschijnlijk wordt beschouwd.

Ten tweede wordt een sympodiale bouw van het rhynchosporoïde aartje duidelijk afgewezen, op grond van het ontbreken van het noodzakelijke profyl op de te verwachten plaats in het aartje. Ook de moeilijke scheidingslijn tussen Scirpeae en "Rhynchosporae" komt ter sprake, en voor de "Rhynchosporae" wordt een polyfyletisch ontstaan uit de Scirpeae aangenomen.

Ten derde krijgen de 1-slachtige tribus een opvallend korekte beschrijving, met het utriculusvormige en meestal fertiele aartjesprofyl bij de Cariceae, de racemeuse bouw van het Scleria-aartje en de hiervan afwijkende structuren van het Diplacrum-aartje met zijn blijkbaar terminaal vr bloemetje, waardoor het zeer waarschijnlijk wordt dat de Cryptangieae in de klassieke omschrijving een heterogeen taxon vormen.

Tenslotte geeft hij een kort overzicht van zijn visie op de fylogenie, en dit lijkt me lang niet slecht: de Hypolytreae vormen een min of meer homogeen taxon, hieruit zijn wellicht langs verschillende lijnen de Scirpeae (heterogeen) afgeleid, hieruit de Cypereae (homogeen), en de 'Rhynchosporae' (heterogeen); op hun beurt komen uit de 'Rhynchosporae' de Cryptangieae (heterogeen), de Sclerieae (homogeen) en de Cariceae (homogeen).

Tabel 2.4 : Cyperaceae-indeling volgens KERN (1974)

subfamilie <b>Cyperoideae</b>	tribus	Hypolytreae Cypereae Rhynchosporeae
subfamilie <b>Caricoideae</b>	tribus	Sclerieae Cariceae

Tabel 2.5 : Cyperaceae-indeling volgens SCHULTZE-MOTEL (1964)

subfamilie <b>Cyperoideae</b>	tribus	Hypolytreae Dulichieae Scirpeae Rhynchosporeae Cypereae
subfamilie <b>Caricoideae</b>	tribus	Sclerieae Lagenocarpeae Cariceae



Op een bepaald punt kan ik me echter niet akkoord verklaren met HOLTUM (1948: 527), waar hij de twee gekielde laterale glumellae van de Hypolytreae als "perhaps a prophyll" verklaart. Deze exclusief hypolytroïde structuren kunnen m.i. onmogelijk met een klassiek aartjesprofyl homoloog worden gesteld: een aartjesprofyl is nl. een vervormde gluma, met één (vaak niet ontwikkelde) okselknop, terwijl de twee glumellae van de Hypolytreae vooreerst niets met een aartje of gluma te maken hebben, en verder niet zelden elk een okselknop kunnen dragen; vaak is dit een meeldraad, maar soms ook een hogere structuur, zoals aangetoond door GOEBEL (1888: 123-125, fig. 1-2) bij Scirpodendron.

#### D. KERN (tabel 2.4)

Net als de vorige auteur is ook KERN (1962a: 141) diep onder de indruk gekomen van de vormenrijkdom bij de tropische Cyperaceae, en ook hij is daarenboven overtuigd geraakt van de oorspronkelijkheid van Scirpodendron. HOLTUM's semofyletisch schema wordt dan ook voor een groot deel overgenomen. Enkele "aanvullingen" en "verbeteringen" worden aangebracht, maar m.i. is hier in de meeste gevallen van verbetering geen sprake.

KERN's voornaamste kritiek gaat over het afleiden door HOLTUM van de 1-slachtige tribus Sclerieae, Cryptangieae en Carriceae uit de 2-slachtige 'Rhynchosporae'. Naar zijn mening zouden die eerder de oorspronkelijke, 1-slachtige toestand hebben behouden en verder ontwikkeld (l.c.: 145); hiervoor gebruikt hij als argument dat hun bloemetjes nooit een -zelfs rudimentaire- aanwezigheid van het andere geslacht vertonen, en bijgevolg zou de theorie van HOLTUM voor hetzelfde, oude probleem komen te staan, nl. de kloof tussen de 2- en 1-slachtige bloemetjes.

Mijn kritiek op deze kritiek wordt ook besproken bij de behandeling van de 1-slachtige tribus; ze komt erop neer dat de z gezegd konstant ontbrekende rudimenten van het andere geslacht (KERN 1962a: 141) in feite wél aanwezig zijn, maar ze worden niet als dusdanig geïnterpreteerd (l.c.: 147): de "discus" van Scleria, de drie knobbeltjes bij Uncinia en Cymophyllus, het perianth bij diverse Trilepideae en Cryptangieae. Verder lijkt me de voorgestelde homologie tussen een mapanioïd bloemetje (Scirpodendron) en een deelbloemgestel van Bisboeckelera (met gelijkende habitus) op zeer onstabiele gronden te berusten. Als belangrijkste obstakel hierbij zou ik het profyl vermelden, dat bij deze laatste telkens aan de voet van de laterale m structuren voorkomt, wat aantoont dat het in feite om een m aartje (waarschijnlijk!) met monandrische bloemetjes gaat. Ook de mogelijke vervanging door de vr structuur, die eveneens als een aartje moet worden geïnterpreteerd, wijst sterk in die richting.

Enkele andere korrekties of aanvullingen die KERN heeft gemaakt, lijken inderdaad wel min of meer deze naam te mogen dragen, zo bvb. 1) over de positie van Remirea (in de Cypereae, maar KERN gaat me te ver door dit genus in Cyperus op te nemen), 2) het niet erkennen van de rhynchosporoïde groep als onderfamilie (maar nog altijd wordt de aartjesas als een sympodium beschreven), 3) het erkennen van de heterogeniteit van Scirpus s.l. (maar zonder nadere aanduidingen of effectieve afsplitsingen).

Daarentegen worden m.i. grove fouten gemaakt, wanneer hij de homologie suggereert van de 2 laterale gekielde glumellae in de mapanioïde groep met het gewone profyl van zo veel monocotylen; verder ook bij de beschrijving van de positie die Lipocarpha wordt toebedacht, de veronderstelde terminale plaatsing van het vr bloemetje in een Scleria-aartje, het opnemen van Becquerelia, Bisboeckelera en Diplacrum in de Sclerieae en zelfs in Scleria,...

#### E. SCHULTZE-MOTEL (tabel 2.5)

Ondanks de waarschuwing van de vorige twee auteurs dat zonder kennis van de tropische Cyperaceae geen dieper inzicht in de fylogenie en systematiek van deze familie mogelijk is, heeft deze auteur (1959a) zich niettemin op grond van een zeer beperkte studie van enkele Holarctische soorten tot het trekken van bepaald vérgaande konklusies laten verleiden. Voor een groot deel is de theorievorming hier gebaseerd op litteratuurgegevens, zonder de vereiste kritische blik, ook de Dulichium-story wordt geïnterpreteerd zoals MATTFELD (1936a: 331-332) het reeds had beschreven, ondanks het in omvang zeer geringe bewijsmateriaal. De autoriteit van MATTFELD is blijkbaar zeer zwaar blijven wegen in Berlijn, want ook de hele semofyletische afleidingsreeks van de bloemetjes en aartjes wordt weergegeven zoals vroeger door die auteur beschreven.

De verdienste van het werk ligt evenwel in het duidelijk aantonen van de werkelijke structuur van het Elyna-aartje (de homologie met Carex), het helder formuleren van enige problemen, de voorzichtige manier waarop de meeste besluiten naar voor worden gebracht, en het voorstellen van een min of meer korrekt inzicht in de fylogenie van de Cyperaceae, meer gedetailleerd verwoord in SCHULTZE-MOTEL (1964).

#### F. KUKKONEN

In zijn overzicht van de problemen i.v.m. de Cyperaceae geeft KUKKONEN (1967a) een naar mijn mening verwarrend beeld van een aantal verkondigde theorieën, waarbij ook zeer onduidelijk naar voor komt waar zijn eigen opinie ligt. Verder blijkt ook zijn -toenmalige- geringe kennis van de tropische Cypera-

ceae, aangezien de voorstellingen van auteurs zoals MATTFELD, HOLTTUM en KERN gewoon worden overgenomen, zonder additionele waarnemingen of kritiek. De zeer onnatuurlijke indeling van PAX (1886) wordt veel te uitvoerig behandeld, en op evidente fouten wordt niet gewezen. Ook bij de bespreking van de systemen van MATTFELD, HOLTTUM en KERN worden deze weergegeven met hun -soms klaarblijkelijke- fouten. De Cariceae, een hooggespecialiseerde groep, komen zeer uitvoerig aan bod, waardoor de eenzijdige benadering vanuit de Holarctis weer duidelijk blijkt. Tenslotte heeft evenmin KUKKONEN een korrekt inzicht in de homologierelaties tussen de diverse bloeistrukturen van de Cyperaceae, want opnieuw worden de begrippen bloemetje en aartje aan een niet te volgen tempo dooreengehaald, zij het nu bij de Hypolytreae, de Cariceae of de Dulichieae.

c. Koyama (tabel 2.6, 2.7 & 2.8)

-----

Recent heeft één bepaalde, vrij kontroversiële auteur, nl. KOYAMA (1967b, 1969b & 1971) een klassifikatie gelanceerd waarin een onderfamilie Mapanioideae wordt omschreven op grond van het gemeenschappelijk bezit van een aantal zeer oorspronkelijke strukturen (maar die meer dan waarschijnlijk op foutieve waarnemingen en interpretaties berusten), nl.

- 1) een bijzondere bouw van de bloeieenheid, die hier niet een aartje zou zijn, maar een cymeus complex, waarvoor de term "cymelet" wordt ingevoerd;
- 2) een bijzondere bouw van de diaspore, door de aanwezigheid rond het vruchtje van een "utriculus", die nu eens kort discoïdaal is, in andere gevallen net als een echte utriculus het vruchtje omhult, maar vaak ook volledig met de vruchtwand zou zijn vergroeid.

Vooraleer wat dieper op deze beweringen in te gaan, wil ik hier nog even verwijzen naar de bespreking (deel 1) van de diverse klassifikaties die KOYAMA voor de Cyperaceae heeft gemeend te moeten publiceren. Kort samengevat komt het hierop neer:

- 1) zijn eerste systeem (KOYAMA 1961) is blijkbaar sterk beïnvloed door de synanthium-theorie, want het is opgebouwd uit 4 onderfamilies, in deze volgorde: Mapanioideae, Scirpoideae, Rhynchosporoideae (incl. Sclerieae s.l.!) en Caricoideae,

Tabel 2.6 : Cyperaceae-indeling volgens KOYAMA (1961)

subfamilie <b>Mapanioideae</b>	tribus	1. Hypolytreae
subfamilie <b>Scirpoideae</b>	tribus	2. Scirpeae 3. Cypereae
subfamilie <b>Rhynchosporoideae</b>	tribus	4. Rhynchosporeae 5. Sclerieae
subfamilie <b>Caricoideae</b>	tribus	6. Cariceae

Tabel 2.7 : Cyperaceae-indeling volgens KOYAMA (1969b &amp; 1971)

subfamilie <b>Mapanioideae</b>	tribus	Sclerieae Lagenocarpeae Mapanieae
subfamilie <b>Cyperoideae</b>	tribus	Scirpeae Cypereae Rhynchosporeae
subfamilie <b>Caricoideae</b>	tribus	Cariceae

Tabel 2.8 : Cyperaceae-indeling volgens KOYAMA (1979)

subfamilie <b>Mapanioideae</b>	( tribus	Hypolytreae )
subfamilie <b>Cyperoideae</b>	tribus	Scirpeae Cypereae Cladieae Rhynchosporeae
subfamilie <b>Sclerioideae</b>	tribus	Sclerieae
subfamilie <b>Caricoideae</b>	tribus	Cariceae

dus ongeveer zoals bij HOLTUM (1948), maar dan zonder het erkennen van de heterogeniteit van de laatste drie. Bij de eerste onderfamilie wordt al de aanzet gegeven tot KOYAMA's tweede systeem, vermits deze genera met hun "cymeuse aartjesbouw" als grondig verschillend van de andere Cyperaceae (met racemeuse aartjesbouw) worden beschreven;

- 2) door zijn invoering van het begrip cymelet en het "ontdekken" van de complexe vruchtstructuur in bepaalde groepen (met additionele vermelding van een bijzondere structuur van het pollen, dat echter in deze familie nog totaal onvoldoende is bestudeerd), heeft KOYAMA (1967b, 1969b & 1971) zijn klassifikatie moeten aanpassen, en onderscheidt hij slechts 3 subfamilies, te weten Mapanioideae (incl. Sclerieae, Cryptangiaeae), Cyperoideae (incl. Rhynchosporaeae), Caricoideae.
- 3) van een derde klassifikatie kan men (nog) niet spreken, maar de aanzet is al merkbaar in een van de meer recente publicaties van KOYAMA (1979), waarin weer 4 subfamilies worden onderscheiden nl. Cyperoideae, Sclerioideae, Caricoideae en Mapanioideae; blijkbaar heeft deze auteur toch ingezien dat het groeperen van Sclerieae en Hypolytreae niet opgaat, over het lot van de Cryptangiaeae worden we daar niet wijzer; omdat in die lokale flora geen lid van deze tribus voorkomt, het is dus wachten op de behandeling in de Flora Neotropica.

Laten we nu even teruggrijpen naar de opzet van dit tekstgedeelte, nl. een kritische benadering van het meest eigen KOYAMA-systeem, nl. dat met de brede opvatting over de onderfamilie Mapanioideae en met het fylogenetisch schema Sclerieae → Hypolytreae → Cypereae (KOYAMA 1969b: 233). Daarvoor maken we gebruik van KOYAMA (1969b & 1971), waarin beide reeds vermelde bijzondere structuren uitvoerig door hun ontdekker worden besproken.

#### 1) "Cymelet"

Principieel gezien heeft KOYAMA geen ongelijk wanneer hij stelt dat de vr bloeistructuur bij de mapanioïde genera terminaal staat op een as, die lateraal in de oksel van schutblaadjes m structuren draagt. Daarentegen is hij m.i. wel principieel fout bij de beschrijving van het Scleria-cymelet. Ook daar zou het vr bloemetje terminaal staan, omgeven (of niet) door lateraal geplaatste m aartjes, in de oksel van een bractea en met aan de voet het kenmerkende adaxiale profyl. Deze bewering is des te vreemder, aangezien KOYAMA zelf in zijn eerste systeem een verdediger van de racemeuse bouw voor het Scleria-aartje was, en dat zelfs met een figuur kon aantonen (KOYAMA 1961: 95, fig.3C). Dezelfde figuur echter, mits een lichte wijziging (wat rechter zetten van

het vruchtje, en bijvoegen van een klein adaxiaal profyl aan de voet van het m aartje!) dient evenwel als bewijs van de tweede hypothese (KOYAMA 1969b: fig.4), een zeer betwistbaar wetenschappelijk procédé, waar ook reeds EITEN (1976a: 95) heeft op gewezen.

Van het allergrootste belang is hier blijkbaar de ligging van de glumae, en het al of niet voorkomen van een profyl aan de voet van het zogenaamde laterale m aartje. En aangezien reeds uitvoerig op deze kwestie is ingegaan bij de bespreking van de tribus Sclerieae (nr. 15), wordt voor de discussie naar die pagina's verwezen: hier wordt de terminale positie van het vr bloemetje bij Scleria ten stelligste ontkend, en verder zijn alle Cyperaceae-aartjes naar mijn overtuiging racemeus opgebouwd.

In feite heeft KOYAMA (1969b: 222-223) een eigen versie van de synanthium-theorie willen voorstellen, waarbij hij de 2-slachtige cyperoïde "bloemetjes" homologiseert met de mapanoïde 2-slachtige "cymelets" (waarmee ik volledig akkoord kan gaan) en dit laatste met een 2-slachtig scleroïd aartje (wat m.i. zwaar fout is). Het distale, m deel van een dergelijk aartje wordt homoloog gesteld met een enkele meeldraad en zijn glumella van de mapanoïde "cymelets"; deze stelling bevat een dubbele fout: vooreerst staat het distale m deel van een 2-slachtig scleroïd aartje helemaal niet lateraal in de oksel van een gluma (waarbij -ook weer foutief- verondersteld wordt dat het vr bloemetje terminaal staat op de rachilla), en ten tweede kan een dergelijke m eenheid, opgebouwd uit verschillende glumae, elk met een bloemetje van 3 meeldraden, toch maar moeilijk als een homologe structuur worden beschouwd van één glumella met zijn geaxilleerde meeldraad.

## 2) "Compound fructifications"

Bij de drie vermelde tribus (Hypolytreae, Sclerieae, Cryptangieae) zou het vruchtje telkens door een "utriculus" zijn omgeven, in tegenstelling tot wat bij de andere Cyperaceae (excl. Cariceae) voorkomt. Daarin worden nog 4 types onderscheiden, naargelang van de graad van vergroeiing met het vruchtje en de stijl, en de graad van omhulling (KOYAMA 1969b: 216, fig.32-40). Aangezien ook de meeste van deze waarnemingen (die vaak op verkeerde interpretaties berusten) reeds bij de bespreking van de verschillende tribus zijn behandeld, wordt ook hier naar die plaatsen verwezen (Trilepideae, tribus 14, Hypolytreae, tribus 1, Sclerieae, tribus 15, Cryptangieae, tribus 13). Ook het feit dat deze structuren, die bij enkele genera werkelijk voorkomen, allemaal met elkaar homoloog worden gesteld, zonder voldoende argumentatie, dat wekt bepaald gevoelens van onbevredigdheid op.

Kort samengevat, kunnen we de 4 types als volgt beschrijven:

Calyptrocarya: de "utriculus" wordt gevormd door een niet vergroeid, maar het vruchtje toch zeer nauw omsluitend omhulsel van een enkele vergroeide bractea, in bouw zeer gelijkend op die van de lagere laterale m aartjes.

Scleria, Becquerelia, Diplacrum: de "utriculus" is slechts als een komvormige structuur aanwezig (cupula), en het is niet geheel duidelijk waarmee die in dit geval is te homologiseren, bij Scleria misschien met een vervormd perianth, bij de andere twee bestaat het misschien uit verdikte gluma- of bracteabasissen.

Trilepideae: de "utriculus" is in feite niets anders dan de buitenste laag van de vruchtwand, die vrij los de andere lagen omhult.

Cryptangieae, Hypolytreae: de "utriculus" bestaat ook hier uit exocarpweefsel, dat trouwens moeilijk anders interpreterbaar is, gezien de ligging en de verschijningsvorm van de andere lagen.

Besluitend kunnen we stellen dat deze zeer brede opvatting van de Mapanioideae op bijzonder zwakke gronden berust, door zeer weinig argumenten wordt ondersteund, en eigenlijk ook als onnatuurlijk moet worden beschouwd.

### 3. Het grote probleem

---

Zoals hier reeds meermaals is beweerd, liggen onduidelijke of ontbrekende omschrijvingen van de gebruikte termen en foutief gelegde homologierelaties aan de basis van de huidige verwarring inzake morfologie en structuur van het Cyperaceae-aartje. Definities van de termen zijn al gegeven in het begin van dit hoofdstuk.

Met deze omschrijvingen is wederkerig verbonden een welbepaalde opvatting over de homologierelaties tussen de bloeistructuren in de verschillende tribus. Sleutelposities hierbij worden ingenomen door Hellmuthia en Ascolepis, twee genera waarvan de bloemstructuur heel vaak foutief is begrepen. HAINES & LYE (1976) hebben aangetoond dat Hellmuthia duidelijk tot de mapanioïde groep behoort, en dat de twee laterale, gekielde glumellae homologen zijn van dezelfde glumellae die zo kenmerkend bij alle mapanioïde soorten voorkomen. Anderzijds lijkt deze soort meer dan sprekend op een scirpoïde plant, en kan moeilijk worden ontkend dat scirpoïde glumellae homologen zijn van de mapanioïde glumellae, wat door de pseudanthium-adepten en ook hier wordt aangenomen.

Interessant in dit verband is ook de gedetailleerde studie die door EITEN (1976a & 1976b) is uitgevoerd op Micropapyrus en Syntrinema (zie ook Rhynchospora, genus 11.1); deze twee "genera" horen ongetwijfeld thuis in Rhynchospora, maar EITEN heeft ze beschreven met een primitieve bloemstructuur, vergelijkbaar met die van de mapanioïde genera.

Ook Ascolepis (met enkele verwante genera) werd vaak als semofyletische overgangsvorm tussen de mapanioïde en de scirpoïde genera beschouwd door bepaalde pseudanthium-verdedigers (KERN 1962: fig. 1-9) KUKKONEN 1967a: fig. 12), verleid door de twee -weliswaar dorsiventraal geplaatste- kafjes rond het bloemetje. Reeds HOLM (1899b: 173) had echter duidelijk een veel betere verklaring gegeven, die nu recent met quasi unanimitéit wordt aanvaard (HAINES & LYE 1971: fig. 2; RAYNAL 1973: 168; OTENG-YEBOAH 1977a: fig. 4; GOETGHEBEUR 1977: 436-438 & 1980: 270-271), nl. dat deze soorten een hoog geëvolueerde vorm voorstellen van het cyperoïde type, met slechts de bractea, een gluma en soms nog een rachilla van het aartje ontwikkeld.

De mapanioïde bloemetjes worden hier dus niet beschouwd als een aggregaat van kleine 1-slachtige bloemetjes (veel laterale m, en 1 centraal-terminaal vr), elk door reductie uit een 2-slachtig cyperoïd bloemetje ontstaan, maar net omgekeerd: de cyperoïde bloemetjes zijn te beschouwen als het condensatieproduct van mapanioïde bloemetjes, en uit deze 2-slachtige cyperoïde bloemetjes zijn de 1-slachtige caricoïde (en andere!) bloemetjes semofyletisch af te leiden.

#### 4. De oplossing: gonofyllen en anthoïden

---

Het is ondoenlijk om hier de volledige achtergrond van de gonofyltheorie en de "Anthocorm Theory" weer te geven; de lezer wordt verwezen naar MELVILLE (1960, 1962 & 1963) en MEEUSE (1972, 1973, 1975a, 1975b & 1975c), waar deze bij een eerste kennismaking eerder kryptisch lijkende maar in feite zeer logische gedachtengang wordt uiteengezet. In feite heb ik mij slechts van deze theorieën bediend, omwille van de zeer duidelijke bepaling van en het onderscheid dat gemaakt wordt tussen de bloeionderdelen van verschillende orde; in andere opzichten wijkt de hier gegeven verklaring af van of gaat ze verder dan de gonofyl en de anthocorm theorie (MEERT & GOETGHEBEUR 1979).

De Cyperaceae-bloemetjes worden hier dus beschouwd als anthoïden, d.w.z. bloeistructuren opgebouwd uit een aantal monan-



dra (meromonandriale glumellae, die in principe elk een meromonandriale meeldraad axillieren) en centraal een aantal vergroeide monogyna (karpellen, in principe elk een aantal ovula axillerend, bij Cyperaceae echter steeds tot een totaal aantal van 1 gereduceerd). Een gluma komt dus overeen met wat MEEUSE (1975b: 293) als een "gonoclad bract" pleegt aan te duiden, d.w.z. een bractea die een "gonoclad" axilleert, en deze laatste kan als een gynoclad, androclad of androgynoclad zijn opgebouwd; een aartje kan bijgevolg worden beschouwd als een verarmd anthocorm.

Dergelijke beschouwingen leiden ons zeer vlug af van de Cyperaceae-problematiek, en brengen ons in het zeer omvattende vraagstuk van de Monocotylen-Dicotylen homologie, dat hier helaas niet kan worden behandeld. Even toch moet het zeer lezenswaardig werk van BURGER (1977) worden vermeld: het sluit in meer dan één opzicht aan bij de anthocormtheorie, evenwel zonder het duidelijk omschreven vocabularium ervan te gebruiken, en bijgevolg werken de soms dubbelzinnige termen verduisterend op de nochtans zeer belangwekkende konklusies (o.a. over de 3-talligheid van de monocotylen-bloemetjes, de relatie tepaal-meeldraad,...).

Als basispatroon wordt dus de relatie hoofdas-kafje-zijas aangenomen, op verschillende wijzen te "vertalen" bij de vertakkingen van verschillende graad, konkreet:

- 1) bij een aar: hoofdas - bractea - zijas,
- 2) bij een aartje: hoofdas - bractea - rachilla,
- 3) bij een bloemetje: rachilla - gluma - bloemsteel,
- 4) bij een meeldraad: bloemsteel - glumella - meeldraad,
- 5) bij een karpel: bloemsteel - karpel - placenta (+ ovulum).

De relatie glumella-meeldraad is in veel gevallen konkreet vast te stellen (veel rhynchosporoïden, mapanioïden,...) en maakt de vergelijking met Juncaceae des te aannemelijker. Ook MELVILLE (1960), MEEUSE (1972 & 1973) en BURGER (1977) hebben met nadruk op deze nauwe band gewezen. Anatomisch-ontogenetische argumenten hiervoor worden gegeven door BARNARD (1957: 117), SMITH (1966: 483) en SMITH & FAULKNER (1976: 59).

De structuur van het gynoecium laat zich veel minder duidelijk in anthoïdale termen uitleggen, en wat hier is geformuleerd, steunt vnl. op de waarneming bij Calyptracarya, dat men vr bloemetjes onderling verwisselbaar zijn in het hele bloemgestel, bijgevolg wordt aangenomen dat ook hun bouwplan overeenstemmend moet zijn. Verder kan ik het hier niet nalaten om even PAYER (1857: 725) te citeren: "dans tout pistil il y a une partie axile qui porte les ovules et une partie appendiculaire". Ook bij MOELIONO (1970: 7) vinden we een dergelijke appreciatie, en anatomisch-ontogenetische argumenten pro worden weer gegeven door BARNARD (1957: 126 & 1958: 294-295). Het feit, dat

bij Carex in de utriculus het vr bloemetje door enkele meeldraden kan worden vervangen (HOLM 1896: pl. 2, fig. 7), of 1 karpel (met ovulum) door 1 meeldraad (SMITH & FAULKNER 1976: fig. 2C), wijst toch ook op de onderlinge uitwisselbaarheid en gelijkheid in bouwplan van karpel + ovulum en glumella + meeldraad, d.w.z. hun homologie.

Tot slot mag ik hier niet nalaten om kort maar toch uitdrukkelijk de overeenkomsten met de gonofyltheorie te vermelden. Ook MELVILLE (1960, 1962 & 1963) heeft een duidelijke eenheid herkend in de perianth/meeldraad- en karpel/placenta-verhouding. Waar hier echter deze verhouding wordt vergeleken met de bractea/zijas-relatie ziet MELVILLE de meeldraden en placenta annex ovula als primair epifylle organen. Deze tegenstelling is moeilijk op te lossen in een of andere zin, en stelt m.i. op de keper beschouwd weinig meer voor dan een semantisch probleem: wanneer eenmaal de "eenheid" is erkend, is inderdaad een discussie mogelijk over de subeenheden, in hoeverre deze als (sub)onafhankelijke elementen kunnen of moeten worden beschouwd.

## C. Werkwijze, terminologie en problemen

---

### 1. Werkwijze

---

In principe gaan we zeer eenvoudig te werk, analyserend van groot naar klein, van het makrobloemgestel over ev. deelbloemgestellen van stijgende orde naar het aartje, om tenslotte de bloemetjes in hun geledingen te analyseren. In de praktijk komen evenwel een aantal problemen opduiken, vooral i.v.m. de kleine afmetingen van de te analyseren onderdelen: manipulatie, niet-destructief losmaken, herkennen van de deelstructuren van verschillende orde en van hun onderling verband,...

Bij de makrobloemgestellen en de ev. deelbloemgestellen moeten heel wat zaken worden genoteerd: vorm en stand van de bracteae, lengte van de internodia, vertakkingspatroon, ev. verschillen tussen hoofd- en zijas, aan- of afwezigheid van profyllen. Tijdens de dissectie komen onvermijdelijk delen van het bloemgestel los van hun hoofdas, complexe (deel)bloemgestellen moeten zelfs worden uiteengehaald. Om een herhaling of een controle van de waarnemingen mogelijk te maken, leek het aangewezen om de losgeraakte of -gemaakte deelbloemgestellen of aartjes afzonderlijk te koderen en te bewaren in een eigen konvolutje. In de loop van het onderzoek is dit systeem vele malen getest, waaruit bleek dat met de hier gebruikte kode ieder geval op een eenvoudige wijze kan worden beschreven (MEERT & GOETGHEBEUR 1979: 133, fig. 7). Voor ieder aartje (of meer complex deelbloemgestel) geldt de volgende kode: (FIG. 2.4)

- \* A, BA, CA,... : terminaal aartje, id. op tak B, C,...
- \* B, C, D,... : laagste en hogere zijaartjes op de (relatieve) hoofdas
- \* CB, CC, CD,... : id. op tak C
- \* Bp, Cp, Dp,... : zijaartje, geaxilleerd door het profyl van tak B, C, D,...
- \* B3p = Bppp : zijaartje, geaxilleerd door het profyl van de profyltak van de derde graad
- \* BpA : terminaal aartje op de zijas geaxilleerd door het profyl van de zijas B

Eenmaal terechtgekomen bij het deelbloemgestel met de geringste complexiteit (= aartje!) worden andere gegevens genoteerd of getekend, zoals de stand van de glumae, het aantal glumae, de rel. afmetingen van de glumae, het aantal, de ligging

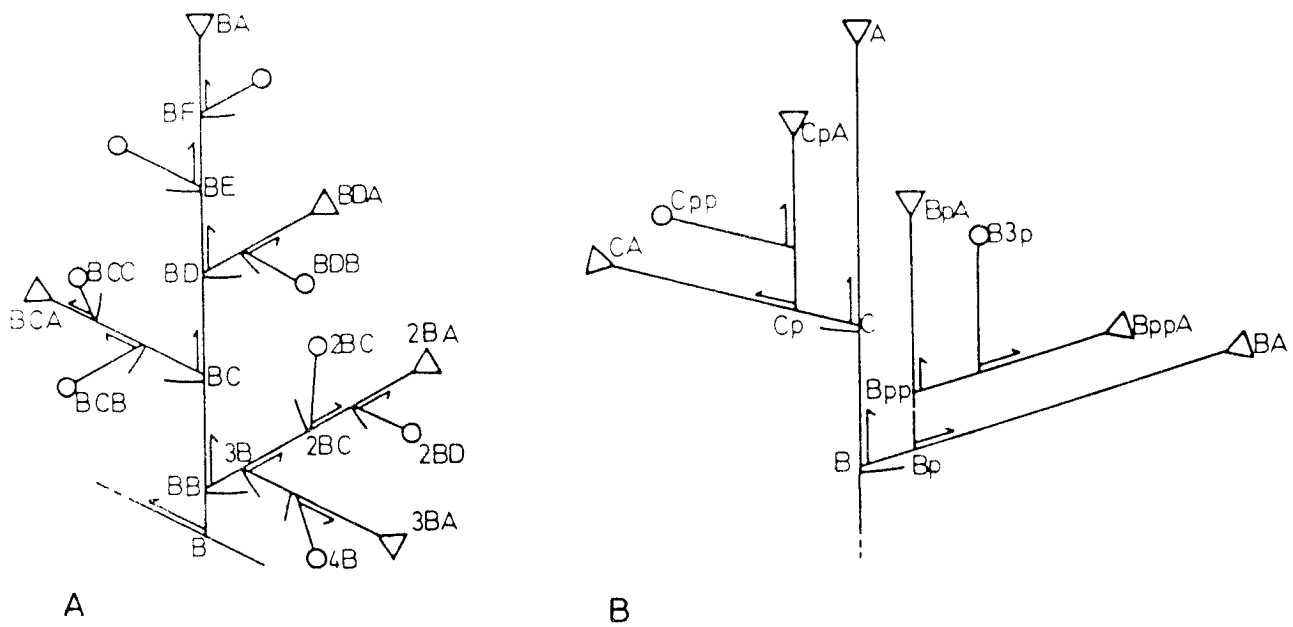


FIG. 2.4

Code voor deelbloemgestellen, c.q. aartjes van een complex deelbloemgestel —  
 A: voor het normaal vertakkingspatroon. —B: voor het profyl vertakkingspa-  
 troon. (A-B: uit MEERT & GOETGHEBEUR 1979: fig. 7B & 10).

en de omhulling van de bloemetjes; camera lucida tekeningen van de abaxiale en de adaxiale zijde zijn hierbij zeer nuttig gebleken. Bij dissektie worden ook hier vaak delen, m.a.w. glumae losgemaakt van de rachilla; deze worden doorlopend genummerd van 1 tot n, van onder naar boven (= van buiten naar binnen).

Tenslotte is er nog het laatste makromorfologisch werkniveau, de bloemetjes, waarbij op volgende punten moet worden gelet: aanwezigheid, aantal, vorm, consistentie en ev. uitgroeien van de glumellae ("perianth"), vrijwel hetzelfde geldt voor de meeldraden, en bij het gynoecium zijn als belangrijk te beschouwen het aantal stijltakken, de vorm van het rijpe vruchtje op dwarse doorsnede, soms ook overlangs, de aanwezigheid van een discus of discoïde structuur, vorm, consistentie, kleur van de ev. blijvende of uitgroeïende stijlbasis. Ook hier zijn camera lucida figuren quasi onmisbaar bij een verdere interpretatie van de morfologie. Indien mogelijk en nuttig geacht, worden op dit stadium een aantal rijpe vruchtjes uit de geanalyseerde aartjes geïsoleerd voor de embryografische studie.

## 2. Terminologie

---

Tot nu toe hebben we een aantal termen gebruikt in een welbepaalde betekenis, en deze zijn nodig aan een verklaring toe. Hier zullen meteen enkele reeksen definities of omschrijvingen worden voorgesteld; daarin zijn opgenomen de termen die bij de beschrijving van het bloemgestel van de genera en soorten zijn gebruikt.

### a) Makrobloemgestel

- \* **hoofdas:** as die de bloeistengel structureel-morfologisch verderzet; deze staat niet altijd in het verlengde van de stengel, bij pseudolaterale bloemgestellen (Schoenoplectus-Isolepis-type, etc.) vormen ze zelfs een rechte hoek!
- \* **primaire bractea:** een kafje, lateraal op de hoofdas, dat (tenminste potentieel) een deelbloemgestel of een aartje draagt (= bractea van de eerste orde).
- \* **involucrale bractea:** een sterk ontwikkelde en opvallende primaire bractea, met meestal bladachtige habitus.
- \* **zijas:** as die geaxilleerd wordt door een primaire, secundaire, tertiaire, ... bractea; men kan dus zijassen van eerste, tweede, derde, ... orde onderscheiden.

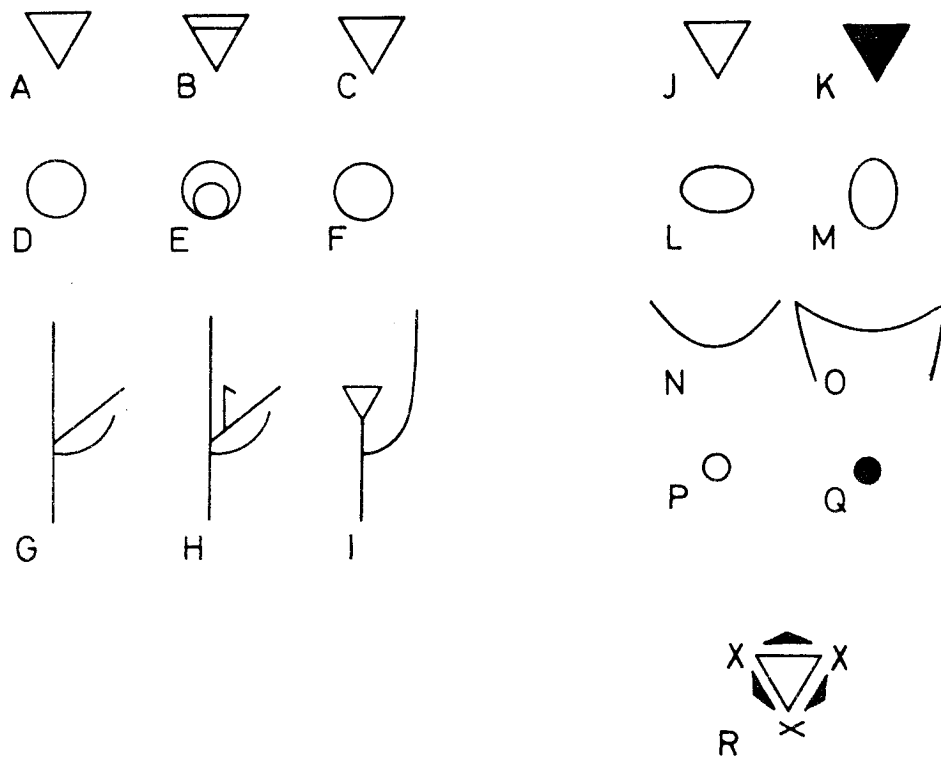


FIG. 2.5

Gebruikte tekens bij de bloemgestelfiguren -A: terminaal aartje. -B: terminale (complexe) aar. -C: gereduceerd terminaal aartje. -D: lateraal aartje. -E: laterale (complexe) aar. -F: gereduceerd lateraal aartje. -G: hoofdas met bractea en zijas. -H: hoofdas met bractea en zijas, waarop een profyl. -I: pseudolateraal aartje met meestal grote, stengelachtige bractea in het verlengde van de stengel. -J: trimeer gynoecium. -K: id., gereduceerd. -L: dorsiventraal dimeer gynoecium. -M: lateraal dimeer gynoecium. -N: bractea of glumma. -O: profyl. -P: as of rachilla. -Q: gereduceerde as of rachillatop. -R: tweeslachtig bloemetje met 3 glumellae, 3 meeldraden en een trimeer gynoecium. (A-I: zijzicht; J-R: bovenzicht).

- \* **eerste internodium:** internodium (van een zijas) tussen het het profyl en het eerstvolgende kafje, gestrekt in de open bloemgesteltypes, (zeer) kort in meer samengetrokken bloemgestellen.
- \* **profyl:** is het eerste, adaxiaal (t.o.v. de hoofdas) geplaatste kafje op een zijas; dit kafje kan bijgevolg homolog zijn met een secundaire, tertiaire, ... bractea of met een gluma, waarvan het verschilt door zijn structurele positie en meestal ook door zijn bijzondere morfologie (tweekielig, tweetoppig).
- \* **vertakkingspatronen:** drie uit elkaar af te leiden hoofdtypen zijn beschreven (MEERT & GOETGHEBEUR 1979: 133), voor eerst het normaal vertakkingspatroon (NVP) met alle vertakkingen geaxilleerd door de bracteae, dan het profyl vertakkingspatroon (PVP) met vertakkingen geaxilleerd door de profyllen (die dan een dubbele rol vervullen, behalve de profyllen van hoogste orde), en tenslotte het tandem vertakkingspatroon (TVP) met twee of meer achter elkaar geplaatste zijassen gedragen door een enkele bractea; dit laatste werd als een verschoven vorm van het PVP verklaard (MEERT & GOETGHEBEUR 1979: 133, fig. 11-14), hoewel dit ook als een speciaal geval van seriale knoppen kan worden beschouwd (FIG. 2.1); collaterale takken komen zeer zelden voor, bij Cyperus papyrus L.
- \* **bloemgesteltypes:** met enkele gebruikelijke benamingen zoals speer (anthela), tuil (corymbus), pluim (panicula), hoofdje (capitulum) worden ook hier diverse bloemgesteltypen omschreven, met dien verstande dat het gaat om samengestelde bloemgestellen, nl. een speer, tuil, etc. van aartjes en niet van bloemen, waarbij we het homologievraagstuk van aartjes en bloemen en bloemetjes voorlopig nog in het midden laten.

## b) Aartje

- \* **omschrijving:** de herkenning van deze funktionele en fundamentele bloeieenheid is niet altijd voor de hand liggend, vandaar deze poging tot omschrijving; een aartje bestaat uit een as (rachilla) met een aantal spiralig of distich geplaatste laterale kafjes (glumae), waarvan 1 tot alle een bloemetje axilleren.
- \* **lateraal aartje:** dit wordt geaxilleerd door een bractea, die meestal samen met andere bracteae een aar vormt met enkele laterale aartjes en één terminaal aartje; het eerste kafje (de basale, adaxiale gluma) is bijzonder vervormd, het is tweetoppig en tweekielig, dit is het aartjesprofyl; vaak staan de volgende, gewone glumae van een distich aar-

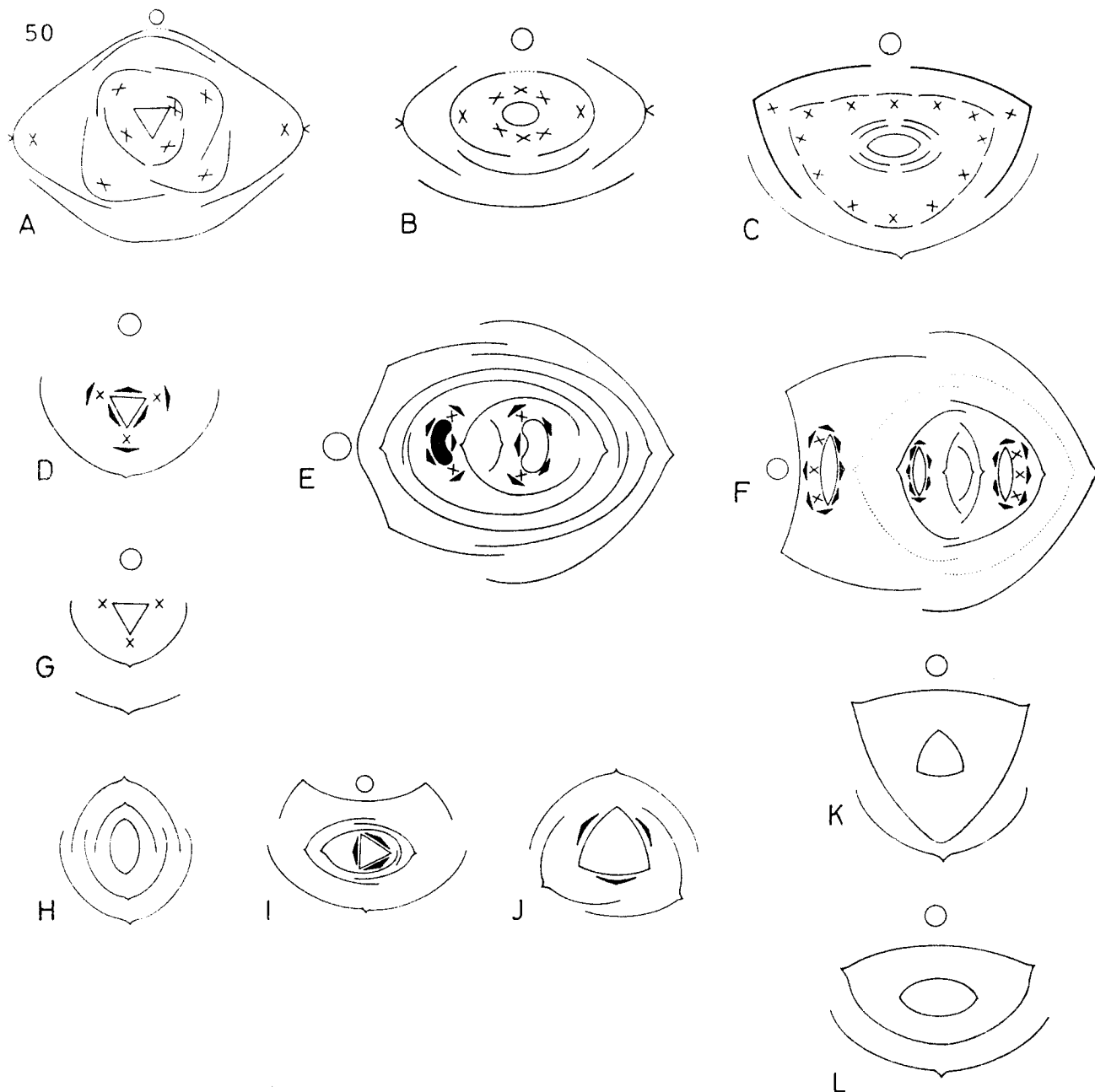


FIG. 2.6

Bloemdiagrammen —A: niet-trimeer bouwplan, met enkele tot talrijke glumellae en meeldraden, en waarvan de twee laterale getand-gekiëld zijn (*Scirpodendron ghaeri* (Gaertn.) Merr.). —B: id. (*Diplasia karataefolia* L.C. Rich.). —C: id., gynoceium dorsiventraal dimeer (*Lepironia articulata* (Retz.) Domin). —D: tri-meer bouwplan (*Scirpus sylvaticus* L.). —E: id., maar gynoceium dorsiventraal dimeer (*Cyathochaeta clandestina* (R.Br.) Benth.). —F: id., verhoging van het aantal glumellae; het laagste bloemetje wordt gedragen door het aartjesprofyl (*Dulichium arundinaceum* (L.) Britt.). —G: trimeer bouwplan met volledig gere-duceerde glumellae (*Asclepis protea* Welw.). —H: bloemetje met lateraal di-meer gynoceium (*Exochogyne amazonica* C.B. Clarke). —I: trimeer vr bloemetje in een aartje met distiche glumae (*Microdracoides squamosus* Hua). —J: id., met spiralig geplaatste glumae (*Lagenocarpus verticillatus* (Spreng.) Koy. & Maguire). —K: trimeer vr bloemetje zonder glumellae, gedragen door het profyl van een sterk vereenvoudigd aartje (*Carex cryptostachys* Brongn.). —L: id., maar gynoceium dorsiventraal dimeer (*Carex schmidtii* Meinsh.).



tje dwars op de as bractea-profyl; een lateraal aartje is vaak zittend, maar soms, zoals bij de anthela, lang gesteeld, d.w.z. het eerste internodium is gestrekt; het profyl kan in bepaalde gevallen verdwijnen, vooral bij hoofdesachtige of anderszins samengetrokken bloemgestellen.

- \* **terminaal aartje:** dit is een relatief begrip en moet altijd worden gebruikt om het onderscheid te maken met laterale aartjes; een dergelijk aartje bezit als rachilla de structurele voortzetting van een as die 1-enkele bracteae met elk een lateraal aartje draagt; dit terminaal aartje wordt dus niet geaxilleerd door een bractea en bezit geen profyl aan de basis.
- \* **alleenstaand aartje:** deze naam wordt gebruikt voor een bloemgestel opgebouwd uit een enkel aartje, zoals we dat kunnen aantreffen bij alle Eleocharideae, sommige Abildgaardieae, Chrysitricheae,...
- \* **aantal glumae:** daarin zijn opgenomen alle normaal en goed ontwikkelde kafjes die het aartje opbouwen, met expliciete uitsluiting van het profyl (= de profylachtig vervormde eerste gluma) en de ev. aanwezige bovenste rudimentaire gluma(e) die de astop omgeven; de "twee lege glumae" die zo vaak bij laterale cyperoïde aartjes worden vermeld, stellen in feite de bractea en het profyl voor; bij veel armbloemige aartjes daarentegen zijn vaak onder en boven deze bloemetjes lege glumae aanwezig, of glumae met gereduceerde bloemetjes.

#### c) Bloemetje (FIG. 2.6)

- \* **omschrijving:** het onderscheid tussen een aartje en een bloemetje is niet altijd zeer duidelijk, en daarom heeft ook dit begrip een nauwkeurige omschrijving nodig; een bloemetje bestaat uit 1-enkele(-veel) meeldraden en/of een centraal geplaatst vruchtbeginsel, al of niet omgeven door enkele hypogyne schubjes, fijner dan de glumae, en hier als glumellae aangeduid; verder kunnen we wijzen op het feit dat de meeste bloemetjes lateraal in de oksel van een gluma staan, zonder profyl aan de basis, waardoor het onderscheid met een lateraal aartje (+ profyl!) meteen duidelijk wordt.
- \* **glumellae:** deze fijne, hoewel soms goed ontwikkelde kafjes omgeven de meeldraden of het vruchtbeginsel (in een vrouwelijk bloemetje); behalve bij de Mapanioideae zijn ze terug te voeren naar een trimeer bouwplan, met 3 buitenste en 3 binnenste glumellae; deze axilleren in principe elk een meeldraad, meestal echter alleen de buitenste, die daarenboven vaak zijn gereduceerd; opsplitsingen komen ook voor, o.a. bij Eriophorum, Dulichium, Eleocharis, Rhynchospora,...

- \* androecium: behalve bij opnieuw de Mapanioideae volgen ook deze organen de trimerie, meestal zijn slechts de buitenste drie meeldraden aanwezig (één t.h.v. elke rib van het trimeer vruchtje), eerder zelden ook nog de binnenste drie; bij sommige mannelijke bloemetjes kunnen deze drie meeldraden met hun helmdraden vergroeien, zoals bij sommige Scleria- (PIERART 1951: pl. 1, 30) en Rhynchospora-soorten (BALLARD 1934); bij enkele genera zoals Androtrichum, Scirpus, Sumatroscirpus, Gahnia,... strekken deze helmdraden zich opvallend na de bloei.
- \* gynoecium: oorspronkelijk trimeer, soms dimeer (op twee fundamenteel verschillende wijzen ontstaan: zie verder, dimerisatie van het gynoecium, 2C3h), zelden opgebouwd uit 4 (of meer?) karpellen (Evandra, Tetraria p.p., Carex p.p.); bij de trimere vruchtjes is steeds een rib gekeerd naar de middennerf van de dragende gluma en de tegenoverliggende vlakke zijde bijgevolg naar de rachilla van het aartje; bij veel genera uit diverse tribus is de stijlbasis gearticuleerd (verschillend in kleur, textuur of beharing van het ovarium, vaak met aanduiding van een abscissieline) en al of niet uitgroeïend of blijvend op het vruchtje, wat belangrijke generische kenmerken oplevert.

### 3. Problemen en bijzondere gevallen

---

#### a) Tandem vertakkingspatroon

Dit bijzonder vertakkingstype is wellicht door verschuiving af te leiden uit het profyl vertakkingspatroon (MEERT & GOETGHEBEUR 1979: 133); zeer gelijkend op deze verklaring is de voorgestelde overgang tussen schroef en waaier en schicht en sikkel (MÜLLER-DOBLIES, gecit. in WEBERLING 1981: 226, fig. 114); hieruit volgt dat het NVP werkelijk het basisschema voorstelt, en dat beide andere types slechts bijzondere gevallen hiervan betekenen.

#### b) Doorlopende tristichie: seriale homologie

Bij planten met een driekantige stengel en een min of meer open bloemgestel kunnen we de relatieve positie van de involucrale bracteae, de primaire bracteae en de glumae van het terminale aartje goed waarnemen. Daaruit blijkt dat deze kafjes zonder onderbreking op een doorlopende ontogenetische spiraal staan geplaatst, en dat ze daarenboven ook nog morfologisch geleidelijk in elkaar overgaan: een fundamenteel verschil tussen bractea en

gluma is er niet, hier worden ze structureel-morfologisch of functioneel onderscheiden. Interessant om te noteren is de draaizininwijziging die telkens wordt waargenomen bij de overgang van een tak van de orde naar een zijtak van  $n+1$ ste orde. Verder is ook regelmatig vastgesteld dat laterale aartjes (o.i.v. de druk tussen hun dragende bractea en de relatieve hoofdas) distiche glumae bezitten, maar dat bij diezelfde planten de (niet verdrukte) terminale aartjes de gewone tristiche glumaepositie vertonen.

#### c) Spirotri(-di)stichie (FIG. 2.7)

Wellicht door ruimtelijke hindering, of m.a.w. door het efficiënt benutten van de beschikbare ruimte bevinden de bladachtige organen zich niet in orthostichen recht boven elkaar langs de stengel, maar zijn ze duidelijk wat verschoven en vormen ze drie spirostichen, tegen de ontogenetische spiraal in. Zeer duidelijk is dit te zien bij bvb. de involucrale bracteae van de Parapluplant, Cyperus involucratus Rottb. Deze 1/3 positie van de bladeren is de meest algemene, maar distichie is herhaaldelijk verwezenlijkt (Machaerina, Baumea, Nemum p.p., Coleochloa, Oreobolus p.p., Costularia p.p.), en zelfs pentastichie is gesignaleerd bij planten met een 5-kantige stengel (Capitularina, Fuirena p.p.).

#### d) Stand van de glumae

Zoals RAYNAL (1971: 600 & 1973: 168, in adnot.) heeft opgemerkt, is "le comportement des hélices foliaires" een "sujet malheureusement trop souvent méconnu des taxonomistes". We laten ons hierbij uit praktische overwegingen nog te veel leiden door waarnemingen op volgroeid of (over)rijp materiaal, waarbij secundaire verschuivingen niet ondenkbaar zijn. Verder is ook een lichte verschuiving van de parastichen voldoende om een sterk verschillend beeld van de glumaepositie te veroorzaken, met als bekende voorbeelden 1) Fuirena stricta Steud. (ortopentastich) en F. chlorocarpa Ridl. (spiropentastich) die in geen ander opzicht verschillen en bijgevolg nu als variëteiten of ondersoorten van één soort worden beschouwd (HOOPER 1972: 325-326; HAINES & LYE 1983: 42-43), en 2) Cyperus michelianus (L.) Link en C. pygmaeus Rottb. met resp. "spiralige" en distich geplaatste glumae, nu ook vaak in één soort verenigd. Experimenteel onderzoek bij dergelijke taxa kan wellicht het probleem helpen ontraadselen (\*A: FOTO 8.5.3 A,B,C).

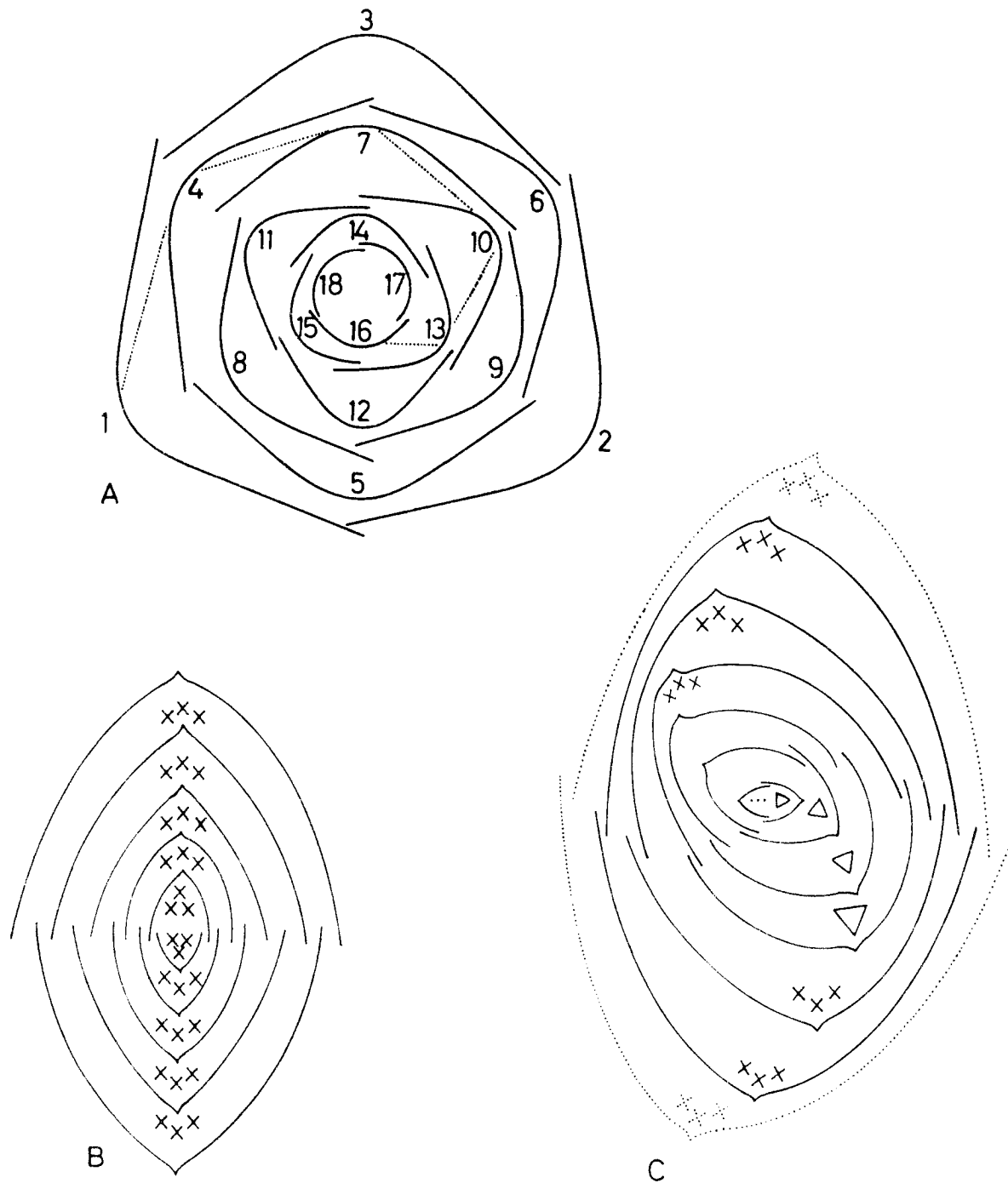


FIG. 2.7

Ortho- en spirostichie —A: spirotristichie van de glumae in een aartje, de drie parastichen lopen (meestal) tegen de ontogenetische spiraal in (schematisch). —B: orthodistichie in een aartje. —C: spirodistichie in een aartje. (A: algemeen; B-C: *Crosslandia setifolia* W.V. Fitzg.).

## e) Bractea en gluma

De omschrijving van beide termen is hier zo gekozen dat ze zoveel mogelijk de gangbare traditie binnen de Cyperaceae respecteert. Reeds BENTHAM (1877a: 502-503) had voor de terminologische problemen als oplossing voorgesteld om m.b.v. nauwkeurige definities een inhoudelijk stabiel gebruik van de vele termen mogelijk te maken. Foutief, onoordeelkundig of verwarrend gebruik kan echter niet worden gesanktionerd, bijgevolg wordt de fantasie van de fytografen de vrije loop gelaten. Met de hier aangenomen definitie kunnen de twee types organen, die inderdaad slechts structureel-funktioneel verschillend zijn, goed uiteen worden gehouden, behalve soms aan de voet van de terminale aartjes, waar de laagste lege glumae net zo goed als bracteae van sterk gereduceerde laterale aartjes kunnen worden geïnterpreteerd. Op die plaats gaan beide types van kafjes ook morfologisch in elkaar over.

## f) Aan- en afwezigheid van het aartjesprofyl

Vooreerst moeten we opmerken dat de term "profyl" hier gebruikt wordt voor een bladachtig orgaan dat in principe bij alle Cyperaceae (en veel andere Monocotylen) wordt aangetroffen als eerste, adaxiaal geadosseerd blaadje op een laterale as. Als zodanig is een profyl gelijkwaardig -serieel homoloog- met een loofblad, een bractea of een gluma, naargelang van het type as waarop het zich bevindt; het kan even goed de functies van die resp. bladachtige organen op zich nemen, nl. het dragen van een vegetatieve zijtak, of een generatieve zijas, of zelfs een bloemetje. Meestal is dit orgaan typisch "profylachtig" vervormd (tweeकीelig en tweetoppig), verklaarbaar door de gedrongen positie basaal tussen hoofd- en zijas in. Dergelijke profylloïde vervorming is ook waargenomen bij de hoogste gluma in sommige rhynchosporoïde aartjes, ook daar ontstaan o.i.v. drukverschijnselen, uitgaande van de twee bloemetjes met hun drie meeldraden (PAX 1886: t.2, fig. 2,3)(FIG. 2.3). Een profyl wordt dus eerst structureel herkend, en dit kan door morfologische bijzonderheden worden bevestigd. Reeds vroeger was dit inzicht geformuleerd door BLASER (1944: 63): "The prophyll is merely a leaf, occasionally distinguished by its apparent position and sometimes modified in one of a variety of ways".

Een tijdlang meende ik dat ook een bloemetje basaal een profyl (= profylachtig vervormde glumella) kon bezitten (MEERT & GOET-GHEBEUR 1979: 131, fig. 2). Deze opvatting blijkt nu foutief, en de toen gesignaleerde gevallen worden nu anders geïnterpreteerd, Mapanioideae met een bijzonder vervormd glumellaepaar, Bisboeckelereae met een mannelijk aartje, opgebouwd uit 1 profylachtige lege gluma en dwars daarop een aantal fijne glumae die elk 1 meeldraad axilleren. Beide gevallen blijven evenwel

tweevoudig interpreteerbaar; voor een bespreking hiervan wordt verwezen naar de behandeling van de betreffende groepen. Precies de afwezigheid van een profyl aan de voet van de bloemetjes en de konstante aanwezigheid bij de aartjes maken dat we deze structurele eenheden in principe eenvoudig van elkaar kunnen onderscheiden: "The prophyll arrangement is a safe guide to spicular identity" (HAINES 1967: 63). Dit zal duidelijk worden aangetoond bij de interpretatie van de bloemgestelstructuur en meer in het bijzonder de aartjesbouw bij Sclerieae, Schoeneae, Hypolytraeae, Bisboeckelerae,...

g) Bloemdiagram: empirisch versus theoretisch? (FIG. 2.6)

Het scirpoïde bloemdiagram dat als klassiek voor de Cyperaceae doorgaat, is typisch monocotyl volledig trimeer gebouwd, met 2 kransen van 3 glumellae, 1 krans van 3 meeldraden (zelden een tweede), en het gynoecium met 3 vergroeide karpellen; alle kransen alterneren mooi met elkaar, behalve -schijnbaar!- de 3 meeldraden en de 3 karpellen, veroorzaakt door het wegvallen van de binnenste krans. Dit bloemdiagram geldt in principe voor 3 subfamilies, niet echter voor de vierde, Mapanioideae, waar als primitief (ofwel: geëvolueerd?) kenmerk de glumellae meestal talrijker zijn en zelden in het trimere keurslijf kunnen worden geduwd. Aangezien in deze subfamilie vooral bij de in meerdere opzichten gespecialiseerde genera een benadering van het trimere patroon wordt waargenomen, lijkt de niet-trimere plaatsing inderdaad de primitieve toestand voor te stellen.

CLARKE (1909: t. 50) en MATTFELD (1936a: 331) betwisten daarenboven de plaatsing van de drie meeldraden in een krans, en ook HOLTUM (1948: 531) wijst op dit probleem, evenwel zonder zich duidelijk in een of andere zin uit te spreken. In dit verband is het zeker nuttig om (een deel van) het besluit uit een ontogenetische studie te citeren: "There is no doubt that in Scirpus validus the six perianth members are arranged in two whorls, and that each member of the outer whorl subtends one of the three stamens (BARNARD 1957: 117, pl. 1, fig. 1-2). Ook anatomisch komt men tot gelijklopende konklusies, a.h.v. een studie van het vaatbundelverloop (BLASER 1941a & 1941b).

Zoals reeds vermeld bevindt het trimere vruchtje zich op een welbepaalde manier georiënteerd t.o.v. de dragende gluma, nl. steeds met een rib naar de middennerf ervan, en de tegenoverstaande vlakke zijde is bijgevolg tegen de rachilla aangedrukt. Reeds SCHLECHTENDAL (1845: 853) had op dit interessante fenomeen gewezen. Dit laat ons immers toe om in geval van twijfel de axillerende gluma te bepalen, een handig middel dat bvb. bij de Sclerieae, Schoeneae en Cariceae zeer nuttig is gebleken.

Aan de basis van dit vruchtje vinden we in bepaalde genera een structuur die als cupula, discus of hypogynium bekend staat. Enkele vragen hieromtrent blijven voorlopig zonder oplossing, 1) is er sprake van homologie voor deze structuren bij diverse genera (Scleria, Becquerelia, Diplacrum, Uncinia?, Cymophyllus?, Ficinia, Alinula), en 2) met welk bloemdeel of welke bloemdelen kunnen we deze structuren homoloog verklaren? Deze dubbele homologievraag is momenteel onoplosbaar omdat quasi geen ernstig interpreteerbare gegevens voorhanden zijn. Wellicht kunnen een vergelijkend ontogenetische studie en een onderzoek van de teratologische en atavistische vormen wat licht werpen in deze duisternis, voorlopig kunnen we slechts een zeer speculatieve duiding geven. Ik meen dat twee types moeten worden onderscheiden, het sclerioïde en het ficinioïde type, met als resp. interpretatie 1) structuren homoloog met glumellae en 2) een uitgroeiing van de vruchtwandbasis, dit alleen gebaseerd op de structureel-morfologisch waarneembare feiten.

#### h) Dimerisatie van het ovarium (FIG. 2.8)

Dit vrij algemeen voorkomend fenomeen is vaak onnauwkeurig begrepen en de systematische waarde verkeerd ingeschat. Als oorzaak hiervan moet de dubbele inhoud worden aangeduid (KÜKENTHAL 1935: 17; RAYNAL 1973: 165). Dimerisatie kan nl. via twee fundamenteel verschillende processen verlopen die als uiteindelijk resultaat een belangrijk morfologisch verschil opleveren, met een eveneens verschillende taxonomische interpretatie. Voor een goed begrip van deze zaak moeten we vertrekken van de situatie in een bloemetje met een trimeer gynoecium. Daar bevindt het vruchtje zich zó, dat een vlakke zijde (meestal iets breder dan de andere twee) naar de rachilla is gekeerd, en een rib naar de middennerf van de axillerende gluma. De drie stijltakken die elk als een draadvormige uitloper van een karpel zijn te beschouwen, bevinden zich t.h.v. de ribben, m.a.w. elk van de 3 zijden van het vruchtje wordt gevormd half door een en half door een ander karpel.

In het meer algemene en verspreid (in bijna elke tribus) voorkomende geval verdwijnt het voorste karpel, en komen de rechterhelft van het linker karpel en de linkerhelft van het rechter karpel met elkaar in verbinding en vormen zo een dorsiventraal min of meer afgeplat vruchtje. Dit verdwijnen van het voorste karpel verloopt soms geleidelijk, waarbij min of meer duidelijke resten aanwezig blijven; ook kunnen in één bloemgestel of zelfs in één aartje tri- en dimere vruchtjes samen worden aangetroffen (CLARKE 1909: t. 5; CHERMEZON 1931b: 19; KÜKENTHAL 1936a: 161; KERN 1974: 503). Precies vanwege deze variabiliteit lijkt het me niet verantwoord om dit type dimerisatie als een beslissend generisch kenmerk te beschouwen (zie Cyperus-Juncellus, Fimbristylis-Trichelostylis,...). Slechts wanneer andere, perfect hiermee gekorreleerde kenmerken komen bevestigen dat een

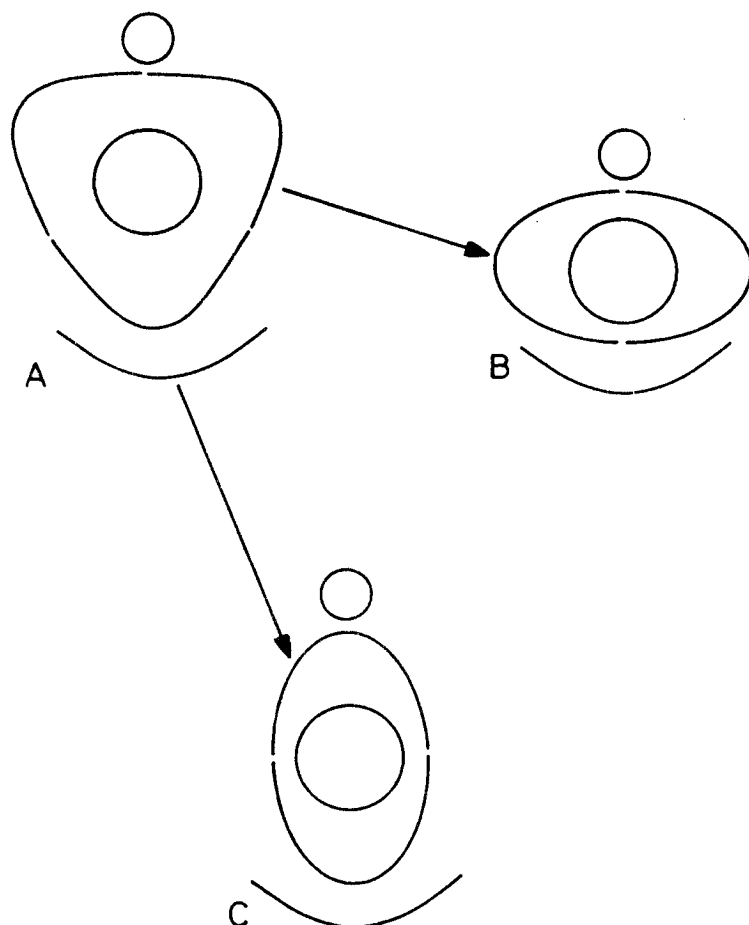


FIG. 2.8

Dimerisatie van het gynoecium -A: uitgangssituatie met drie karpellen, 1 voor-  
aan en 2 schuin lateraal-achteraan, die het ene ovulum omgeven. -B: dorsiven-  
trale dimerisatie door wegvallen van het voorste karpel. -C: laterale dimeri-  
satie door vervanging van de 2 schuin laterale karpellen door een enkel kar-  
pel achteraan.



evolutief belangrijke tak zich heeft afgesplitst uit een verwante groep, dan ben ik bereid om de generische waarde van een dergelijk taxon te erkennen, zoals bij Cyathochaeta (sterk gekromde vruchtjes), Trachystylis (open bloemgestel, twee meeldraden), Calyptracarya (nauw aansluitende vergroeide gluma), Diplasia (laterale glumellae zonder meeldraad).

Daartegenover staat de minder algemene en over de hele familie gezien zelfs zeer zeldzame vorm, waarbij in volgroeide toestand een min of meer lateraal afgeplat dimeer vruchtje met vooraan en achteraan geplaatste stijltakken waarneembaar is (CLARKE 1909: t. 1-4; RAYNAL 1973: 164-165). Om dit type vruchtje af te leiden uit de trimere toestand is m.i. een andere verklaring vereist dan het eenvoudige reductieproces dat hierboven is beschreven. Hier zien we de twee karpellen in anterior/posteriorstelling, daardoor kunnen we veronderstellen dat hier het voorste karpel op zijn positie is gebleven, beide laterale echter zijn vervangen door één enkel karpel, m.a.w. zeer vroeg in de ontogenie, eigenlijk vanaf de start is een verschil merkbaar: niet twee maar slechts één karpelaanleg ontstaat. Een reductie van een van beide laterale karpellen lijkt me onwaarschijnlijk, omdat van de dan te verwachten asymmetrie geen spoor merkbaar is. Voor zover ik weet is dit verschijnsel slechts in twee groepen merkbaar, in de Cryptangieae (Exochogyne, een in meer opzichten merkwaardig genus) en in de Cypereae (Pycreus, Queenslandiella en Kyllinga). Deze laatste drie genera heeft RAYNAL (1973: 165, pl. 8) samen op een evolutieve lijn geplaatst, vertrekkend vanuit Cyperus subgenus Chlorocyperus, 1) in tegenstelling tot o.a. KÜKENTHAL (1935: 16) die deze taxa als niet bijzonder verwant had beschouwd, en Queenslandiella (met een dimeer gynoeceum) zelfs binnen zijn subgenus Mariscus (met een trimeer gynoeceum) had geplaatst, en 2) in tegenstelling tot HAINES & LYE (1983: 292, 224) die Queenslandiella bij Pycreus plaatsen, maar Kyllinga dichterbij Mariscus. Net als RAYNAL (l.c.) acht ik het optreden van dit bijzonder bikarpellair ovarium als meer uitzonderlijk (en het herhaald verschijnen dus onwaarschijnlijker) dan het opduiken van een afvallende rachilla, waarvan op duidelijke wijze kon worden aangetoond dat dit fenomeen enkele keren onafhankelijk is ontstaan, in Courtoisina (non-Kranz), Cyperus deciduus (non-Kranz), "Mariscus" (Kranz), Kyllinga (Kranz).

#### i) Basikarpie

Dit is een van de termen die gebruikt worden ter aanduiding van een bepaald verschijnsel dat bij planten uit diverse families optreedt. nl. dat bloemen (of bloemgestellen) gevormd worden uit basale (en ondergrondse) okselknoppen. Deze merkwaardigheid kan, tenminste bij de Cyperaceae, meestal worden aangetroffen bij soorten uit milieus met extreme wisselingen in vochtigheidsgehalte. Het is daarenboven een meestal potentieel verschijnsel, d.w.z. beperkt tot een (klein of groot) deel van de individuen die tot die bepaalde soort worden gerekend.

Momenteel is basikarpie, in een of andere vorm, bekend van de volgende genera:

- Bulbostylis (CHERMEZON 1931a: 196-197; HAINES 1971: fig. 1-3; RAYNAL 1976c: pl. 2, 4-6; FOSBERG 1977: 821-831).
- Crosslandia (FITZGERALD 1918: 122).
- Eleocharis (SVENSON 1937; RAYNAL 1976c: pl. 2, 1-3).
- Schoenoplectus sectio Supini (HAINES 1971: fig. 4-5; RAYNAL 1976c: 119-128).
- Schoenus sectio Helothrix (BLAKE 1949: 49-50; COOKE 1981: 300-301).
- Trianoptiles (LEVYNS 1943: 22-23; HAINES & LYE 1977: 236-238).

Bij deze en nog veel andere genera zijn daarenboven zittende of subsessiele aartjes bekend, d.w.z. hun bloeisteel is niet of weinig ontwikkeld. Hier houden we ons aan de basikarpie in een meer restriktieve zin, d.w.z. de gevallen waarin naast de gewone, gesteelde aartjes of bloemgestellen ook andere, basale aartjes of solitaire bloemen aanwezig (kunnen) zijn, met hun anders gevormde "glumae" (axillerende bladeren). Meteen houdt dit een verklaring in voor een andere regelmatig gebruikte term, **amfikarpie**: twee types vruchtjes leverend. Het onderscheid tussen basale aartjes en subsessiele aartjes is niet altijd goed te maken.

Diverse morfologische types worden aangetroffen, en uiteindelijk zal blijken dat een strikt onderscheid met de gewone, gesteelde aartjes of bloemgestellen eerder vaag wordt.

Het eenvoudigste en duidelijkste geval van basikarpie treffen we aan bij sommige soorten van Schoenoplectus sectio Supini, Eleocharis en Bulbostylis: een strikt eenslachtige trimere vr bloem zonder perianth in de oksel van een normaal ontwikkeld blad. De resulterende vruchtjes zijn beduidend groter dan de normale, en min of meer asymmetrisch gebouwd (\*A: 4.5.4B).

Een meer gespecialiseerde situatie vinden we bij Trianoptiles: in de oksel van de basale bladeren lijkt een sterk gereduceerd aartje aanwezig met 3-4 glumae, en 1 strikt eenslachtig vr bloemetje zonder perianth; de bovenste gluma omsluit het vruchtbeginsel en de stijl zeer nauw (LEVYNS 1943; HAINES & LYE 1977).

Crosslandia is al een stapje verder en bezit echte basale aartjes, opgebouwd uit een groot aantal distich geplaatste glumae. Deze aartjes worden geaxilleerd door enkele van de basale bladeren, hun glumae zijn veel langer dan de normale, de bloemetjes zijn strikt eenslachtig vr. Deze vruchtjes wijken niet noemenswaardig af van de gewone, die in de aartjes van het normale bloemgestel worden geproduceerd (\*A: FOTO 6.2.2B). Ook bij Eleocharis zouden basale aartjes zijn waargenomen (RAYNAL 1976c: 123-127, pl. 3), maar de situatie daar is me niet helemaal duidelijk.

Een duidelijke overgangssituatie wordt gevormd door drie endemische Schoenoplectus-soorten uit Madagascar, nl. S. reductus (Cherm.) J. Raynal, S. perrieri (Cherm.) J. Raynal, S. aberrans (Cherm.) J. Raynal. Alle drie vertonen ze -naast een solitair gewoon aartje- konstant basikarpie, en wel met twee of meer bloemetjes in de oksel van resp. 2 of meer ongeveer gewone of gereduceerde, glumoid bladeren. Hier moet worden opgemerkt dat de vr bloemetjes dimeer zijn, in tegenstelling tot de basale vr bloemetjes van de andere dimere Schoenoplectus-soorten, die tri-meer zijn! Het normale bloemgestel is bij deze soorten gereduceerd tot 1 enkel min of meer pseudolateraal aartje. Bij S. perrieri echter kunnen de basale bloemetjes bovenaan vergezeld worden door een glumoid blad met in de oksel een 2sl bloemetje, duidelijk een rest van het topaartje. In dit laatste geval wordt het onderscheid tussen een normaal aartje en het basale aartje met glumoid bladeren zeer gering, te meer daar RAYNAL (1976c: 127) bij S. aberrans tweeslachtigheid vermeldt voor de basale bloemetjes, dit in tegenstelling tot CHERMEZON (1931a: 194). Op nog meer punten zijn er onduidelijkheden en tegenstrijdigheden tussen de bevindingen van beide auteurs; deze drie kritische soorten verdienen daarom zeker een nadere studie, maar door gebrek aan materiaal van deze -zeldzame- taxa heeft de gelegenheid zich tot hiertoe nog niet voorgedaan.

Tenslotte zijn er tal van soorten uit diverse genera en tribus die een gelijkaardig verschijnsel vertonen, maar waar de sessiele aartjes (in de oksel van een (bijna) gewoon blad) in niets afwijken van de normaal geplaatste, gesteelde: gelijke glumae, 2sl bloemetjes (ev. mét perianth), normaal ontwikkelde vruchtjes, ... CHERMEZON (1931a: 197) had dit al vermeld bij Bulbostylis heterostachya Cherm., zelf heb ik dit kunnen waarnemen bij o.a. B. pseudoperennis Goetgh. (GOETGHEBEUR & COUDIJZER 1985: 235-236), maar daar stelden de laagste glumae van de zittende aartjes soms nog overgangsvormen voor naar de gewone bladeren. Daarenboven konden ook nog geregeld solitaire basale vruchtjes worden aangetroffen, geaxilleerd door normale basale bladeren. Of deze vruchtjes afkomstig zijn uit 1- of 2-slachtige bloemetjes was niet vast te stellen. RAYNAL (1976c: 123) en WILSON (1980: 459) gebruiken hiervoor de termen "épis subradicaux" of "subradical spikelets". COOKE (1981: 299) vermeldt dit bij Schoenus (Helothrix) capillifolius D.A. Cooke, en BLAKE (1949: 49-50) bij S. clandestinus S.T. Blake en S. latitans S.T. Blake, maar erg overtuigend zijn deze voorbeelden niet, ze stellen sterk gereduceerde bloemgestellen voor bij soorten waar "normale" bloemgestellen ontbreken.

Door de plaatsing in de oksel van gewone bladeren van resp. basicaule bloemetjes en basicaule aartjes wordt de structurele homologie aangetoond tussen bladeren, bracteae en glumae, een gegeven dat reeds erg waarschijnlijk was geworden door andere waarnemingen aan de vertakingsstructuur.

Het verschijnsel basikarpie is hier in deze familie beperkt tot eenjarigen, die groeien in milieus met sterk wisselende waterstand. RAYNAL (1976c: 128-129) heeft daar interessante auto-oekologische beschouwingen aan vastgeknoopt. De strikte eenslachtingheid van de basikarpe bloemetjes en aartjes lijkt me niet direkt verklaarbaar, evidente voordelen zijn me niet duidelijk. Daarbij komt nog de twijfel over de al of niet eenslachtingheid van de basale aartjes bij Schoenoplectus aberrans.

Tenslotte moet ik nog even wijzen op het merkwaardig verspreidingspatroon van het verschijnsel binnen de familie, nl. slechts genera uit drie nauw verwante tribus zijn "besmet": Schoenoplecteae, Eleocharideae en Abildgaardieae. Dit lijkt me geen toeval, vooral omdat de basikarpie daar onder (sterk) gelijkende vormen wordt aangetroffen. Kontrasterend hiermee is dan de basikarpie bij Trianoptiles en Schoenus, waar het gaat om resp. een duidelijk andere inrichting, en een gewoon bloemgestel dat een zeer verkorte steel en een sterke reductie vertoont.

### 3. EMBRYOGRAFISCHE STUDIE

---

#### A. Morfologische waarde van de diverse onderdelen (FIG. 3.1)

---

In het beschrijvende gedeelte heb ik pro forma de terminologie uit vorige embryografische werken overgenomen (VAN DER VEKEN 1965; VERBELEN 1970; VANHECKE 1974). Geen van de geciteerde auteurs is ingegaan op de problemen die rijzen bij het interpreteren van de beschreven structuren. GUIGNARD (1962: 497-499) echter heeft een zeer interessant hoofdstuk gewijd aan de historie van deze embryografische terminologie.

Gemotiveerd door mijn belangstelling voor het homologievraagstuk bij de volwassen plant, ben ik hier wel wat dieper op de zaak ingegaan, evenwel quasi zonder nieuwe argumenten aan de discussie toe te voegen. Het is dan ook weinig zinvol om de diverse verkondigde hypothesen op hun pro en contra te beoordelen, te meer daar diverse auteurs zich hierin reeds bijzonder verdienstelijk hebben gemaakt (VAN TIEGHEM 1872: 236-257 & 1897: 265-266; AVERY 1930: 1-4; ROTH 1955: 564-568, 574-576; JACQUES-FELIX 1958b; GUIGNARD 1962: 570-579). Wat ik hier wel nuttig en op zijn plaats acht, is een kritische bespreking van wat mij de meest waarschijnlijke interpretatie lijkt.

Bedoelde hypothese wordt bondig en bijzonder helder verwoord door JACQUES-FELIX (1957a; 1958a) voor het Poaceae-embryo. Door de meeste auteurs wordt m.i. terecht aangenomen dat het Cyperaceae-embryo hier nauw bij aansluit: ROTH (1955: 591, fig. 13) kon aantonen dat een volgroeid Carex-embryo en een jong Triticum-embryo opvallende organografische overeenkomsten vertonen en ze besluit daaruit dat het eerste type zijn ontwikkeling vroeger afsluit dan het tweede embryotype, dat voor Angiospermen trouwens bijzonder hoog gedifferentieerd is; vooral het "koleoptiel" en de plumula zijn beduidend minder ontwikkeld bij het Carex-embryo dan bij een volgroeid Poaceae-embryo. Daarboven worden binnen Poaceae én Cyperaceae soorten met sterk en zwakker gedifferentieerde embryo's aangetroffen, zoals resp. Zea en Avena, Carex en Cladium (ROTH 1955: 592). Omwille van deze bijzondere gelijkenis, zal de hypothese tot beide types worden uitgebreid.

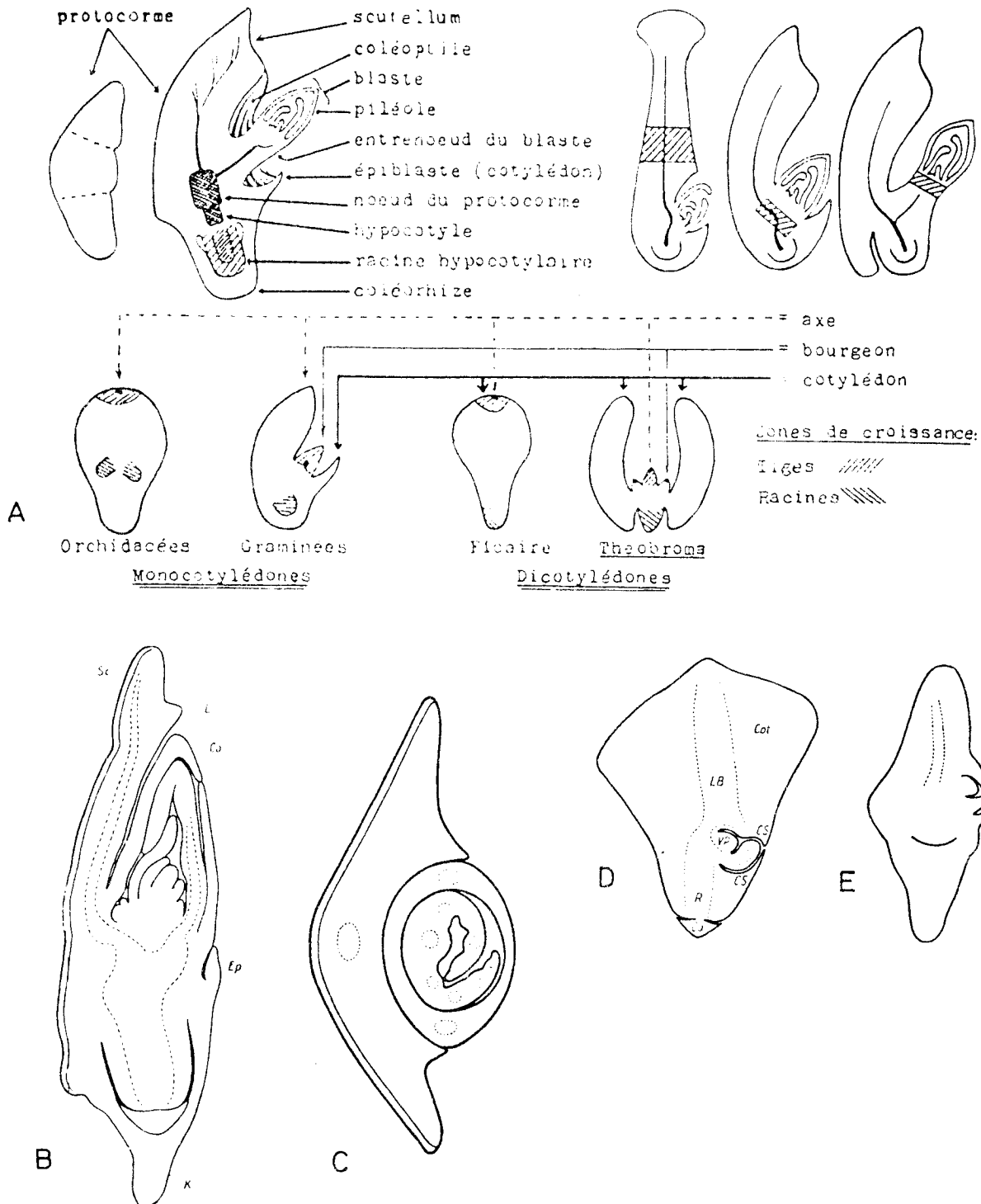


FIG. 3.1

Homologie van de embryonale organen —A: een vergelijking van de embryo's van dicotyle en monocotyle planten; bij het monocotyle embryo groeit de primaire stengel niet verder uit en wordt functioneel vervangen door een zijas. —B: overlangse doorsnede doorheen een grasembryo, met scutellum (Scu), randzoom (L), koleoptiel (Co), epiblast (Ep), koleorrhiza (K). —C: dwarse doorsnede doorheen een grasembryo, met 2 duidelijke laterale nerven in het koleoptiel. —D-E: een vergelijking van een volgroeid *Carex*-embryo met een jong grasembryo. (A: uit JACQUES-FELIX 1958a: fig. A; B-E: uit ROTH 1955: fig. 1, 8, 13a&b).

Kort samengevat gaat het om het volgende: de primaire hoofdas ontwikkelt zich niet als as, maar verbreedt zich tot "kotyl"; de asfunctie wordt overgenomen door een zijscheut, de "plumula", bij Poaceae in de oksel van een eerste blad op de primaire hoofdas, de "epiblast"; het eerste blad op deze zijscheut differentieert zich, bij Poaceae althans, profylachtig als "koleoptiel". Hoewel JACQUES-FELIX (l.c.) deze ideeën onafhankelijk heeft ontwikkeld, bleek later (JACQUES-FELIX, 1982: 35) dat een kleine 100 jaar eerder door BAILLON (1891: 714) een vrijwel identieke hypothese was geformuleerd: "Ainsi donc, le 'cotyledon', d'un certain nombre de Monocotylédones tout au moins, ne paraît pas être autre chose qu'une tigelle à accroissement terminal promptement interrompu, et à cette tigelle correspondrait une radicule à avortement généralement rapide que remplaceraient bientôt des racines adventives, tout comme un bourgeon adventif remplacerait sur la tigelle la gemmule terminale qui lui fait défaut."

Het hier niet bestudeerde wortelsysteem lijkt anders gestructureerd dan het stengelvertakkingssysteem, voor meer gegevens hieromtrent kan ik evenwel verwijzen naar VON GUTTENBERG & SEMLOW (1957: 128-133), JACQUES-FELIX (1957b), ROTH (1957: 196-198) en GUIGNARD (1962: 591-594). Aangezien een epiblast slechts bij sommige Poaceae voorkomt of misschien toch nog in enige andere monocotylenfamilies (ROTH 1955: 571), maar niet bij Cyperaceae, wordt ook voor de bespreking van dit orgaan verwezen naar de litteratuur (VAN TIEGHEM 1897: 286-287; ROTH 1955: 584-587 & 1957: 179-183; JACQUES-FELIX 1957a & 1958b; GUIGNARD 1962: 587-590). De discussie zal hier dus worden geaxeerd rond de interpretatie van "kotyl" en "koleoptiel".

De terminale positie van het "kotyl" is ontogenetisch onmiskenbaar: SOUEGES (1955: 16), VON GUTTENBERG & SEMLOW (1957: fig. 8,9,16), GUIGNARD (1962: 560-564, 580-583) en JUGUET (1973: 341-343, pl. 3) hebben elk voor zich overtuigend aangetoond dat het betreffende embryodeel werkelijk ontstaat uit en zijn oorsprong vindt in het topdeel van het embryo, uit cellen van de etage q. Anderen hebben daarentegen aangevoerd dat de terminale positie secundair verworven zou zijn, en te wijten aan een uitzonderlijk sterke groei van het "kotyl" (HACCIUS 1952; ROTH 1955: 570-571; HACCIUS & LAKSHMANAN 1967); dit wordt, althans voor Poaceae en Cyperaceae, ondubbelzinnig tegengesproken door de waarnemingen van de eerder vermelde auteurs. Ook auteurs die de caulinaire interpretatie van het monocotylenkotyl niet gunstig gezind zijn, moeten toegeven dat dit kotyl een ontogenie kent verschillend van die bij de dicotyle planten; een overzicht wordt geboden bij JACQUES-FELIX (1982: 7).

Laten we even SOUEGES (1955: 18) aan het woord: "... chez les Monocotylédones, le mode de croissance est généralement sympodique et se retrouve dans l'embryon où l'axe principal avorte en donnant le cotylédon terminal, tandis que se différencie un nouvel axe qui se comporte comme le premier ..." Om dit even te nuanceren kan GUIGNARD (1962: 580) worden aangehaald: "... entre un scutellum, représentant un protocorme axial, et un cotylédon correspondant à une feuille cotylédonaire primitivement axiale et terminale, les données embryonomiques ne permettent pas de trancher. Il convient de s'adresser à la morphologie comparée ..." Het blijkt inderdaad moeilijk om bij embryonale structuren met beperkte ontwikkeling i.c. het "kotyl" de discussie te beslechten in het voordeel van één interpretatie, zij het nu als as of als blad.

De bijzondere bouw van het monocotylenembryo wordt goed verwoord door JUGUET (1973), waar hij de embryogenie van Cyperus fuscus, Luzula pilosa en Sparganium minimum volgt en daaruit het volgende kan besluiten: tegenover de axiale symmetrie bij dicotylen-embryo's, ook na de ontwikkeling van de kotylen, staat de bilaterale symmetrie bij monocotylen-embryo's, die door de inwendige organisatie zeer vroeg is gerealiseerd, maar uitwendig pas zichtbaar wordt tijdens het ontstaan van de laterale koleoptielgleuf. Bij de drie voornoemde soorten verloopt de embryogenie oorspronkelijk volgens een bipolaire as; het apikale deel van deze as groeit niet uit en wordt "kotyl", het basale deel stopt pas later zijn ontwikkeling; lateraal op de primaire as ontstaat dan de nieuwe vegetatiepunt.

De meeste auteurs echter beschouwen dit "kotyl" als een bladachtig orgaan, op zichzelf of samen met "mesokotyl" en "koleoptiel". Dit laatste wordt aangenomen o.a. omwille van de opvallende gelijkenis met de situatie bij veel andere monocotylen, die in hun kiemstadium een drieledig kotyl vertonen, met een zuigorgaan, een steeltje en een kotylschede rond de plumula; deze structuur blijkt echter op ontogenetische gronden niet te homologiseren met wat we bij Poaceae en Cyperaceae aantreffen (ROTH 1955: 571-572, 592-594).

Vermeldenswaard is eveneens de mening van VAN TIEGHEM (1897: 286), die wel het latere oordeel van ROTH (1955) deelt inzake Poaceae en waarbij hij zelfs een eerdere uitspraak (VAN TIEGHEM 1872: 263) heeft herroepen, maar voor de Cyperaceae blijft hij vasthouden aan zijn eerste opvatting en beschouwt bij deze familie het "koleoptiel" als een uitwas van het "kotyl", waardoor beide samen één orgaan, het kotyl vormen. Hij steunt zich hierbij op een vreemde waarneming, een vaatbundel die vanuit het "mesokotyl" vertrekt, in het "koleoptiel" dringt naar boven toe, daar ombuigt en langs de opwaartse bundel terugkeert naar het kotyl (VAN TIEGHEM 1897: 296-304).



GUEDES (1968) heeft aan dit verschijnsel een korte nota gewijd, en het blijkt dat heel wat auteurs hierover hebben bericht, ook wat betreft Poaceae. Bij diverse Cyperaceae heb ik gepoogd om deze observaties te bevestigen, maar dat is me niet gelukt. Ook VON GUTTENBERG & SEMLOW (1957: 137, fig. 23) tonen voor Torulium odoratum (sub Cyperus ferox) een gewone vaatbundel met een enkelvoudige xyleemstreng. Misschien is er sprake van verwarring met gesklerifieerd weefsel, dat in het "koleoptiel" tegen de vaatbundel kan voorkomen, zoals aangetoond voor Oryza (BOUHARMONT 1967: fig. 13).

Zoals gezegd, gaat het "kotyl" op zichzelf vaak door voor een structuur homoloog met de kotylen van dicotylen, of toch ten minste als een orgaan van bladnatuur tout court (VAN TIEGHEM 1897; AVERY 1930: 33; ROTH 1955: 569-570, 579-584 & 1957: 173-178; GUIGNARD 1962: 583-586). POINTEAU (1809: 392) wijst erop dat bij veel Poaceae het "kotyl" (vaak scutellum genoemd) een duidelijke randzoom bezit; omwille van de treffende ontogenie- en vormgelijkenis met een loofbladligula stelt ROTH (1955: 577 & 1957: 170-172, fig. 5, 6) deze zoom homoloog met de Medianstipel van een grasblad; het "kotyl" zou hierdoor in een Ober- en Unterblatt verdeeld zijn. Indien het "kotyl" daarentegen een asnatuur wordt toegeschreven, kunnen we deze zoom beschouwen als een bladachtige enatie, weliswaar aan dezelfde zijde geplaatst als de epiblast. Om deze bladstelling te verklaren, kunnen we aannemen dat aan de andere zijde van het "kotyl" door de geweldige druk vanuit het endosperm geen blad tot ontwikkeling kan komen.

Voor ROTH (1955: 582) is vanzelfsprekend het voorkomen van een Medianstipel op het "kotyl" als blad een argument te meer om het "koleoptiel" niet als een aanhangsel van het "kotyl" te zien maar wel als een zelfstandig orgaan van bladnatuur, waarvan echter alleen de schede is ontwikkeld. Het "koleoptiel" verschilt verder nog van een kotylschede doordat het sterk uitgroeit bij de kieming, daarenboven vaak nog kan vergroenen en stomata bezit (ROTH 1955: 579-580); ook de 1 (bij de meeste Cyperaceae) of 2 (bij de meeste Poaceae) sterke vaatbundels die uit het "mesokotyl" -dus niet uit het kotyl- in het "koleoptiel" binnendringen maken een homologiseren met een Medianstipel in feite onmogelijk (ROTH 1955: 579-584 & 1957: 170-178).

Een aantal argumenten om de profylnatuur, d.w.z. de gemodificeerde bladnatuur van het "koleoptiel" aan te tonen, bleven nog onvermeld. Vooreerst is er de reeds beschreven tweennervigheid bij Poaceae, met daaraan gekoppeld de bevindingen van REEDER (1953: 78) die bij Streptochaete, een in méér opzichten oorspronkelijk genus, een opvallend bladachtig "koleoptiel" heeft waargenomen: de randen zijn niet vergroeid zoals gewoonlijk, maar overlappen mekaar; daarenboven bezit dit orgaan 5 nerven, 2+2 laterale en één mediaan, zwak ontwikkeld maar toch duidelijk aanwezig. Zoals in de volwassen structuren is dit profyl ook in het embryo aan een sterke druk onderhevig, vandaar dat hier de zo kenmerkende tweennervigheid met verlies van de middennerf tot uiting komt. Bij Cyperaceae daarentegen ondervindt het "koleoptiel" deze weerstanden niet, vermits het pas tijdens de kieming als een schede rond de plumula uitgroeit; de eennervigheid van dit orgaan is dus perfect verklaarbaar.

Een argument tegen de zelfstandigheid van het "koleoptiel" wordt gevonden in de ontogenie ervan (ROTH 1955: 573 & 1957: 173-178; VON GUTTENBERG & SEMLOW 1957: 140; GUIGNARD 1962: 584). Het ontstaat nl. als een uitgroeijing aan de basis van het "kotyl"; aangezien de genoemde auteurs het "kotyl" een bladnatuur toeschrijven, kunnen ze het "koleoptiel" dan slechts als een niet zelfstandig aanhangsel beschouwen; tenzij ze zoals ROTH (1957: 173-178, fig. 7, 8) primo, een gekunstelde redenering konstrueren om het niet op het "kotyl" s.s. te laten ontstaan, en secundo, daarenboven nog het probleem van de gesuperponeerde bladstelling pogen te omzeilen door het belang ervan te minimaliseren (AVERY 1930: 33-34; ROTH 1955: 570-571) of door de epiblast tussen te schakelen als tweede kotyl (VAN TIEGHEM 1897: 286; ROTH 1955: 571).

Indien daarentegen wordt vastgehouden aan de asnatuur van het "kotyl", dan is het niet onaannemelijk om een uitgroeijing aan de basis van deze asstructuur -wellicht een complex van hoofd- en zijas- als eerste blad, als geadosseerd profyl van de zijas te duiden. Naast de reeds opgesomde kenmerken is er nog een feit dat in deze richting wijst: het eerste gewone blad van de plumula ontwikkelt zich diametraal tegenover het "koleoptiel", pas de volgende bladeren ontstaan in de voor Cyperaceae karakteristieke  $1/3$  divergentie; het lijkt niet toevallig dat we deze configuratie heel vaak terugvinden aan de basis van zijtakken in de vegetatieve en generatieve delen van de volwassen plant.

Een laatste twistpunt in de discussie over "kotyl" en "koleoptiel" is de structuur die bekend staat als "mesokotyl". Hier kan worden volstaan met een verwijzing naar enige discussies bij o.a. VAN TIEGHEM (1897), AVERY (1930: 35-37), ROTH (1955: 587-590) en GUIGNARD (1962: 578-579, 586-587), waaruit we kunnen onthouden dat dit embryodeel een overgangsstructuur vormt tussen wortel en stengel, met variabele ligging van de strekkingszone; vandaar dat de vaatbundel een soms bijzonder eigenaardig verloop kent, wat dan weer aanleiding heeft gegeven tot vaak oeverloze speculaties.

Tenslotte een laatste beschouwing over de relatie van dit monocotylenembryo met die van andere plantengroepen, waaraan JACQUES-FELIX (1982: 30-35) een interessante bespreking heeft gewijd. Volgens deze auteur is een afleiding uit het dicotylenembryo onwaarschijnlijk, noch door verlies van een kotyl, noch door fusie van de twee kotylen, zoals vrij recent nog is voorgesteld door HAINES & LYE (1979) en weer afgewezen door o.a. MESTRE & GUEDES (1983: 16-17): immers, wat men gewoonlijk als "kotyl" pleegt te beschrijven bij monocotyle planten, blijkt niet homoloog met de kotylen van de dicotyle planten! Ondanks een verward begrip van de kotylnatuur (nl. bladachtig p. 11, stengelachtig p. 13-15, fig. 4) schenken MESTRE & GUEDES enige aandacht aan een eerder originele, niet zo vaak gehoorde hypothese, waarbij een verband wordt gelegd tussen het embryo van Pteridofyten en dat van Monocotylen, die inderdaad wel wat op elkaar lijken. Wellicht zijn deze gelijkenissen niet tot homologieën terug te voeren (JACQUES-FELIX 1982: 32-33), te meer daar de procambiumstreng een verschillend verloop kent bij deze twee embryotypes.

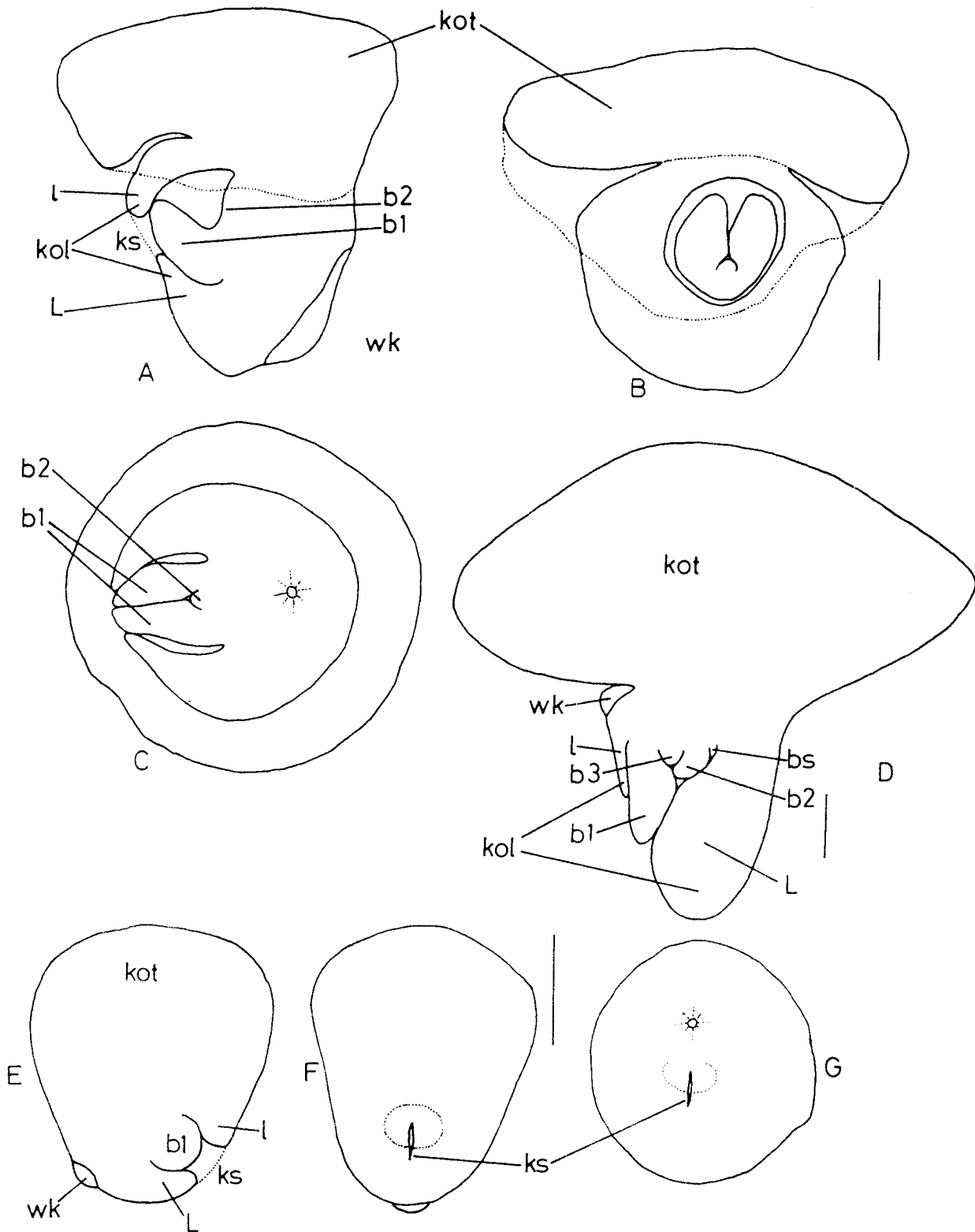


FIG. 3.2

Embryo, optische doorsneden en oppervlakkig beeld —A,D,E: mediaan sagittaal. —B: mediaan frontaal. —C: mediaan basaal. —F: oppervlakkig frontaal. —G: oppervlakkig basaal. (A-C: *Coleochloa abyssinica* (Hochst. ex A. Rich.) Gilly; D: *Websteria confervoides* (Poir.) S. Hooper; E-G: *Baumea articulata* (R.Br.) S.T. Blake).

## B. Werkwijze en terminologie (FIG. 3.2)

---

De gevolgde werkwijze is de klassieke, zoals die beschreven is bij VAN DER VEKEN (1965: 287) en gevolgd door alle hier geciteerde latere auteurs: opweken van verzamelde vruchtjes, dissectie in water van vrucht en zaad om het embryo vrij te maken, bleken in NaOCl-oplossing, spoelen in water, opsluiten in een embryokamertje met chlorallaktofenol op een draagglas, waarnemen en tekenen van de opgeklaarde embryo's, bewaring in kleine specimenbuisjes gevuld met laktofenol.

De embryo's werden getekend in mediaan sagittaal, mediaan frontaal en oppervlakkig frontaal zicht, soms ook in oppervlakkig basaal zicht: dit laatste is vooral nuttig gebleken bij sterk afgeplatte en in de breedte uitgegroeide embryo's, wat o.a. bij diverse rhynchosporoïden is aangetroffen.

Bij de beschrijving van de embryo's wordt de gebruikelijke terminologie gehandhaafd, ondanks de reserves geuit in het voorgaande hoofdstuk. Zolang echter de gestelde hypothese -waar ik wel volledig achtersta- niet over meer argumenten pro beschikt, wil ik duidelijkheidshalve doorgaan met het gebruik van de klassieke termen "kotyl" (wellicht = primaire stengelapex) en "koleoptiel" (wellicht = profyl van de eerste zijas).

Het mediaan-sagittale zicht is wat waarneembaar is op een optische doorsnede t.h.v. het mediane vlak waarin het eerste blaadje overlangs "doorgesneden" waarneembaar is. Hierbij wordt ook de omtrek beschreven, zoveel mogelijk volgens de terminologie voorgeschreven door het Systematics Association Committee for Descriptive Biological Terminology (1962), met dien verstande dat obtrullaat geregeld is vervangen door tolvormig. Verder worden op dit zicht ook de ligging, de relatieve positie van b1 (eerste blaadje) en wk (wortelkapje) duidelijk, de loop van de procambiumstreng, de vorm van L (grote koleoptiellip) en l (kleine koleoptiellip). Bij het frontale zicht kijken we recht op b1 of op wk, naargelang van het bestudeerde embryotype. Dit zicht is belangrijk op 2 niveau's, 1) mediaan om de vorm en de nervatuur van b1 op dwarse doorsnede te zien, om de ev. aanwezige kam op L te zien, en opnieuw om de omtrek te kunnen beschrijven, 2) oppervlakkig, om de vorm en ligging t.o.v. b1 van de ks (kiemspleet) te kunnen waarnemen, en om de ruimtelijke vorm van het embryo beter te begrijpen. Dit alles geldt vanzelfsprekend bij embryo's met laterale ligging van b1. Wanneer b1 zich basaal bevindt, is voor het waarnemen van de ks een basaal zicht supplementair vereist.

De ruimtelijke vorm is vaak niet eenvoudig te omschrijven. Een wenteling rond de as doorheen het centrum van het mediaan sagittale of frontale vlak is vaak niet de korrekte weergave van de driedimensionele vorm van het embryo, in boven- of onderzicht blijkt dan een wat onregelmatige vorm of drie- of tweekantigheid (zygomorfie van embryo's uit dimere ovaria!) te bestaan, waarvoor de ruimtelijk beschrijvende termen niet goed te gebruiken zijn.

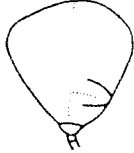
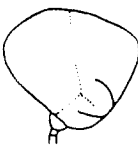

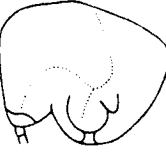
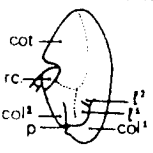




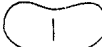


T y p e s	CAREX	SCHOENUS	FIMBRISTYLIS	BULBOSTYLIS	CYPERUS	SCIRPUS
						
Shape	top-shaped	top-shaped	top-shaped	broadly top-shaped	ellipsoid	mushroom-shaped
Coleoptyle	lateral	sublateral	basal	basal	basal	basal
Root-cap	basal	sublateral	lateral	basal	lateral	lateral
First leaf						

FIG. 3.3

De 6 embryografische hoofdtypes, erkend sinds VAN DER VEKEN (1965), met hun differentiërende kenmerken (uit KERN 1974: fig. 2).

### C. Problemen bij het opstellen van een (embryografische) typologie

---

#### 1. De stand van zaken tot 1965 (FIG. 3.3)

---

In tegenstelling tot wat een aantal gebruikers (in de strikte zin, d.w.z. auteurs die zelf geen embryografische studies verrichten) denken of verwachten, is de gebruikelijke embryografische typologie niet helemaal ondubbelzinnig. Net zoals bij de meeste (of alle?) morfologische typologieën is ook hier een bekend euvel aan het werk: overestimatie van de eenmaal vastgelegde types, en inpassen (of inpersen...) van de waargenomen feiten. Deze opmerking wil geen afbreuk doen aan de zeer grote verdienste van de embryografische kenmerken, integendeel, door bepaalde aspecten ervan te relativeren, kan de werkelijke kracht zich zuiverder uiten.

Waaruit bestaat nu de kritiek die op het huidig systeem wordt geleverd? Daarvoor moeten we eerst vaststellen welke morfologische kenmerken worden gebruikt om de types te karakteriseren, daarna worden de klassiek erkende types voorgesteld, en tenslotte wordt gewezen op enige zwakke punten in het vigerend systeem.

In de beginfase, bij de eerste (zeer onvolkomen) pogingen tot het opstellen van een embryografische typologie (DIDRICHSSEN 1894 & 1897; SCHNEIDER 1932; SHAH 1964) werd slechts rekening gehouden met drie kenmerken:

- vorm van de embryo-omtrek,
- ligging van de jonge blaadjes,
- ligging van het wortelkapje.

Sinds de meer uitgewerkte en doelgerichte studie van VAN DER VEKEN (1965) is een vierde kenmerk meer op de voorgrond getreden: de oriëntatie van de ks t.o.v. b1. Van de toen beschikbare gegevens heeft KERN (1974: 446-447, fig. 2) een helder overzicht gegeven, met een schema van de klassieke embryotypes:

- Carex-type: - omtrek tolvormig,
  - wk blijft basaal,
  - b1 blijft lateraal,
  - ks dwars op b1.
- Schoenus-type: - omtrek tolvormig,
  - wk secundair schuin lateraal,
  - b1 secundair schuin lateraal,
  - ks dwars op b1.

- Fimbristylis-type: - omtrek tolvormig,  
                           - wk secundair lateraal,  
                           - b1 secundair basaal,  
                           - ks dwars op b1.
- Bulbostylis-type: - omtrek breed tolvormig,  
                           - wk blijft basaal,  
                           - b1 secundair basaal,  
                           - ks dwars op b1.
- Cyperus-type: - omtrek ellipsvormig,  
                           - wk secundair lateraal,  
                           - b1 secundair basaal,  
                           - ks // b1.
- Schoenoplectus-type: - omtrek fungiform,  
                           - wk secundair lateraal,  
                           - b1 secundair basaal,  
                           - ks // b1.

Dit type heet bij VAN DER VEKEN (1965: 312) het Scirpus-type, maar door RAYNAL (1973: pl. 8) is het m.i. terecht omgedoopt: dit type komt niet voor in Scirpus s.s., maar is wel zeer kenmerkend voor Schoenoplectus, door VAN DER VEKEN (1965: 312-316) ingesloten in Scirpus s.l.

De eerste problemen komen opduiken bij het verlaten van de Cyperoideae (sensu VAN DER VEKEN), de groep waarvoor de typologie was opgesteld. Bij diverse rhynchosporoïde genera en in andere onderfamilies duiken embryotypes op die in vorm, of in de oriëntatie van ks, soms zelfs in de ligging van wk en b1 enigzins afwijken van de beschreven types.



## 2. De typologische problemen vanaf 1965.

---

Reeds VAN DER VEKEN (1965) was zich bewust van bepaalde moeilijkheden bij het inpassen van sommige waargenomen embryo-vormen in de bestaande typologie:

- \* Blysmus heeft een embryo van het Carex-type, met met een breed ellipsvormige ks evenwijdig met b1 (VAN DER VEKEN 1965: 303, fig. 34 H,I). In de andere kenmerken lijkt dit wel sprekend op het Dulichium-embryo, waar de eveneens ellipsvormige ks echter "normaal" georiënteerd is, dwars op b1. Eenzelfde afwijking werd genoteerd voor Actinoschoenus (VAN DER VEKEN 1965: 328, fig. 39 I,I').
- \* Eriophorum vertoont embryo's die in omtrek variëren van tolvormig over omgekeerd driehoekig naar smal ellipsvormig met (sub)laterale wk, en schuin laterale ligging van b1. Omwille van deze afwijking worden ze als een variant van het Fimbristylis-type beschouwd.
- \* De bestudeerde soorten uit Abildgaardia en enkele uit Bulbostylis (B. hensii, B. pilosa) bezitten een embryo dat als een variant van het Bulbostylis-type kan worden beschouwd, door het sterk ontwikkelde b2, dat quasi even groot is als b1, door de aanwezigheid van een b3 in aanleg, en door de omhulling van b2 en b3 door de kokervormige basis van b1.
- \* Ook bij Eleocharis is het embryo een variant van een bekend type, en ondanks de opvallende gelijkenis met de Schoenoplectus- en Bolboschoenus-types (fungiform, met een omhullend b1 en b3 in het verwante Websteria), laat VAN DER VEKEN (1965: 332) de ks oriëntatie prevaleren boven de opgesomde gelijkenissen, en klasseert dit embryo bij het Fimbristylis-type. Dit zou ik als aannemelijk kunnen beschouwen, indien niet het eerste blaadje bij Eleocharis reeds te voorschijn was getreden uit de kiemspleet, waardoor deze laatste vanzelfsprekend tijdens haar vorming (het dichtgroeingsproces) de omtrek van het eerste blaadje aanneemt. Het schijnt me dus toe dat de ks-oriëntatie hier niet kan worden gebruikt om dit embryo tot het Schoenoplectus- of tot het Fimbristylis-type te rekenen. Dit is des te meer interessant daar ik elders heb kunnen aantonen (GOETGHEBEUR 1985: 629-630) dat deze groep van planten werkelijk een middenpositie inneemt tussen de Fuireneae (incl. Schoenoplectus) enerzijds en de Abildgaardieae (incl. Fimbristylis) anderzijds.
- \* Het Websteria-type wordt terecht in verband gebracht met dat van Eleocharis, maar er wordt niet duidelijk gewezen

op de verschillen, nl. de aanwezigheid van b3, ook de insnoering boven wk wordt merkwaardigerwijze niet vermeld (VAN DER VEKEN 1965: 333, fig. 41A).

Anderzijds zijn door dezelfde auteur bepaalde duidelijk afwijkende embryo's (met een taxonomisch beperkt en betekenisvol areaal!) typologisch niet onderscheiden:

- \* Het Ficinia-type (of de Ficinia-variant van het Cyperus-type), bij Isolepis, Desmoschoenus, Ficinia (VAN DER VEKEN 1965: 308-310, 311, 343-344), verschilt van het Cyperus-type door de duidelijke inkeping boven het wk, en door de afwezigheid van een kam aan de L-binnenzijde. Het eerste kenmerk is meestal met andere morfologische kenmerken gekorreleerd, en wijst vaak op een generische grens; daarvoor wordt verwezen naar de relatie Eleocharis-Websteria (tribus 5), Schoenoplectus-Bolboschoenus (tribus 4), Fimbristylis-Tylocarya (tribus 6).
- \* Het Bolboschoenus-type (of de Bolboschoenus-variant van het Schoenoplectus-type), bij Bolboschoenus (VAN DER VEKEN 1965: 316, fig. 37 D,E) verschilt van het Schoenoplectus-type door de aanwezigheid van b3, de kokervormige basis van b1, en door een inkeping onder wk.

VERBELEN (1970) bestudeerde een aantal genera van de "Rhynchosporae" s.l., en ontmoette inderdaad een aantal van de gesignaleerde problemen, i.v.m. de wisselende ks-oriëntatie, en de al of niet erkenning van een afwijkende vorm als type of variant van een type.

- \* Bij Schoenus werd vastgesteld dat de oriëntatie van b1 en wk kan wisselen van beide schuin lateraal, tot b1 (sub)lateraal en wk (sub)basaal, maar met behoud van de typische tolvorm. Voor deze variaties werd geen afzonderlijk type in het leven geroepen, maar ze maken de grens met het Carex-type wel erg vaag... Daarentegen is de variatie in ks-oriëntatie wel als typebepalend beschouwd, in navolging van het onderscheid tussen het Fimbristylis- en het Cyperus-type. Tegenover het Schoenus-type (met ks dwars op b1) werd zo het Helothrix-type (met ks // b1) onderscheiden. De auteur wijst er duidelijk op dat geen overgangsgeschiedenissen met brede ks zijn aangetroffen, in tegenstelling tot de situatie bij het Carex-type, met Blysmus, Dulichium en Actinoschoenus (VERBELEN 1970: 156).
- \* Bij Carpha s.l. (incl. Trianoptiles) kon deze auteur embryo's waarnemen met basale b1 en laterale wk en ks dwars op b1, m.a.w. het Fimbristylis-type. Deze embryo's worden wegens de bijzondere vorm met het spits uitgegroeide ko-

tyl als een Carpha-vorm van het Fimbristylis-type onderscheiden (VERBELEN 1970: 158, fig. 12, 13). Dit lijkt mij een eerder zwak argument, te meer daar reeds diverse Fimbristylis-soorten een embryo met een umbonaat kotyl vertonen (VAN DER VEKEN 1965: fig. 38L, 39A, 39E). Een m.i. belangrijker kenmerk is hier over het hoofd gezien, nl. de uitgegroeide wortelaanleg, met insnoering onder wk.

- \* Tenslotte is er ook nog een Ptilanthelium-vorm van het Carex-type beschreven, gebaseerd op een bij dat genus voorkomend embryo met zeer langwerpige uitgegroeide kotyl (VERBELEN 1970: 160).

VANHECKE (1974: 390) heeft een ander deel van de rhynchosporoïde groep bestudeerd, en stelt vast dat de cyperoïde vormen voor een typologische embryografie niet goed toepasbaar zijn. Het gaat daar om embryo's van het Carex- en het Schoenus-type, maar met diverse afwijkende kenmerken t.o.v. de typische vormen, zoals die oorspronkelijk gedefinieerd waren bij Carex en Schoenus. Daarenboven blijkt elk "natuurlijk" genus goed te karakteriseren en herkenbaar middels een dichotome sleutel, gebaseerd op vooral vormaspecten. Konkrete voorstellen tot aanpassing van de gebruikelijke typologie en omschrijvingen worden evenwel niet gegeven.

Daarnaast is ook enige kritiek geleverd op het gebruik van de ks-oriëntatie om embryotypes te onderscheiden, tenminste binnen de rhynchosporoïde groep, waar deze ks volgens die auteur te variabel is om zo zwaarwegend te worden geëvalueerd (VANHECKE 1974: 391).

Tenslotte worden deze embryo's in hun algemene ontwikkeling vergeleken met die van de Cyperoideae, maar de genoteerde verschillen (geringere differentiatiegraad, schuin laterale of resp. basale en laterale ligging van wk en b1, relatief groter kotyl) gaan zeker niet altijd op, hoogstens kan men gewagen van een tendens.

In een niet gepubliceerde studie heeft VAN DER LINDEN (1971) dan de Mapanioideae (sensu Koyama) behandeld, d.w.z. Sclerioideae + Mapanioideae uit deze studie. Ook hier worden weer enige problemen bij het toepassen van de embryografisch-typologische klassifikatie aangestipt:

- \* Bij Scleria zijn de embryo's groot en zeer goed ontwikkeld, met b1 en b2 en soms b3 aanwezig; wk en b1 liggen beide schuin lateraal, of resp. lateraal en basaal, steeds met ks dwars op b1: deze twee vormen worden resp. tot het Schoenus- of Fimbristylis-type gerekend. Hierbij wordt geen rekening gehouden met de typische omtrek van deze embryo's (althans de meeste!). Precies die enkele

uitzonderingen maken dat het definiëren van bvb. een Scleria-variant of -type niet uitvoerbaar is.

- \* Het embryo van Coleochloa is door deze auteur min of meer goed getekend, en er wordt gewezen op de bijzondere kenmerken waardoor dit embryo zich onderscheidt van het Carex-type, evenwel zonder een nieuw type of nieuwe vorm te kreëren. Het embryo van Trilepis wordt in ditzelfde werk als een Fimbristylis-type geklasseerd; dit is echter een foutief gegeven, gebaseerd op een gemengd vruchtstaal.
- \* Tenslotte stelt ze vast dat de Hypolytreae-embryo's een zeer weinig gedifferentieerde vorm van het Carex-type voorstellen, met vaak amper een flauwe aanduiding van b1, in een laterale groeve gelegen, en deze wordt de Mapania-vorm gedoopt (VAN DER LINDEN 1971: 82). Door HAINES & LYE (1983: 24, fig. 20), die dit ongepubliceerde werk natuurlijk niet kennen, maar wel die van DIDRICHSEN (1897: 1-2, fig. 1) en VANHECKE (1974: 369-371, fig. 20-21) over Cladium en dat van JUGUET (1970: 279-282, pl. 5-7) over Hypolytrum en Mapania, wordt deze embryovorm als het Cladium-type onderscheiden, wellicht omdat bij dat genus de zeer lage differentiatiegraad bijzonder opvallend is. Merkwaardigerwijze wordt dit type bij hen afgeleid uit het Carex-type als een geëvolueerde vorm (o.c.: fig. 20, pijl!), ondanks wat ze zelf op de vorige pagina (o.c.: 23) schrijven: "the Carex-type embryo, believed the most primitive in the family, passes through a stage in its development when it closely resembles the mature embryo of a Juncus", en dan op p. 24: "But in Cladium... the embryo is less advanced,... so that it resembles that of a Juncus". Wellicht is bedoelde pijl op een ondoordachte manier in hun figuur binnengeslopen.

Als laatste embryografische studie vermelden we hier het eveneens niet gepubliceerde werk van VAN BERGEN (1977) over de Caricoideae. Daaruit blijkt dat de hele tribus door een enkel Carex-type embryo wordt gekarakteriseerd, behalve enkele soorten uit het subgenus Primocarex. Deze vertoonden een afwijkende, schuin laterale ligging van b1 en wk, wat eigenlijk met het Schoenus-type overeenkomt, hoewel de algemene omtrek meer de affiniteit met het Carex-type aanduidt. Geen bijzondere vorm (met naam) is hier voorgesteld.

Tenslotte zijn we dan hier in dit werk aanbeland, waar gepoogd wordt om deze veelheid aan gegevens te ordenen, om de gestelde problemen te resumeren, en om oplossingen voor deze typologische valstrikken te bedenken.

Besloten werd om de kool en de geit te sparen, m.a.w. zoveel mogelijk blijven aanhouden van de gebruikelijke terminolo-

gie, en daarnaast de waargenomen variabiliteit proberen op te vangen door een enger omschrijven van de klassieke types gekombineerd met het kreëren van een aantal nieuwe types. Een typologisch systeem is toch bedoeld als een praktisch hulpmiddel bij beschrijvingen, en een volkomen covering van de te klasseren objecten kan niet worden verwacht, gezien het potentieel continue variëren van de kenmerken die in rekening worden gebracht. Bijgevolg heb ik bij het opstellen van de gevolgde typologie veel aandacht besteed aan de vormen, varianten, afwijkingen die in de hoger besproken studies werden gekonstateerd. Vooral de min of meer als kwalitatief te beschouwen kenmerken (af- of aanwezigheid van b2 of b3, schedevormige b1 basis, inkepingen onder of boven wk,...) heb ik zwaar laten doorwegen bij het al of niet erkennen van een embryo-"vorm" als "type". Ik meen dat door deze feitelijke rangsverhoging de duidelijkheid en de handelbaarheid gediend is, en ook dat zo in de beschrijvingen meer nuanceringen kunnen worden gelegd.

Bij de konkrete uitvoering is steeds pragmatisch gewerkt, zonder a priori rangschikking van de kenmerken in volgorde van belangrijkheid. Vooral korrelaties hebben me geleid in het vastleggen van de voorgestelde types, embryografische korrelaties in de eerste plaats, en bij gebrek hieraan, korrelaties met andere morfologische kenmerken in de tweede plaats. Enige voorbeelden:

- \* Bij Dulichium, Blysmus, Actinoschoenus, Tetraria blijken de ks-vorm en -oriëntatie variabel, van dwars ellipsvormig over rond naar evenwijdig ellipsvormig. Dit ene kenmerk blijkt niet met andere gekorreleerd, kan zelfs binnen een soort variëren, en daarom wordt dit niet in rekening gebracht bij het afsplitsen van nieuwe embryotypes voor de embryo's van deze genera.
- \* Bij Schoenus is deze ks ook variabel in vorm, van dwars spleetvormig tot (zelden) rond, en in een welbepaalde, ook makromorfologisch afwijkende groep, evenwijdig spleetvormig. Wanneer later blijkt dat deze laatste vorm ook een ander genus volkomen karakteriseert, dan wordt besloten om deze variant inderdaad als een Helothrix-type te aanvaarden, dank zij de vastgestelde korrelatie met andere morfologische kenmerken.
- \* Bij Bolboschoenus bezit het embryo een schedevormig b1, die de goed ontwikkelde b2 en de vaak aanwezige b3 omhult, en ook is daar wk door een insnoering van het koleoptiel afgescheiden. Deze gekorreleerde embryografische kenmerken zijn daarenboven ook nog makromorfologisch gekorreleerd, waardoor we m.i. zeer terecht kunnen besluiten om deze variant van het Schoenoplectus-type als een zelfstandig Bolboschoenus-type te erkennen.

### 3. Wat is de taxonomische waarde van het embryografisch argument?

---

Deze embryografische gegevens hebben zich snel een reputatie van hoogstbelangrijke taxonomische indicatoren verworven, vnl. door de toepassing ervan tijdens het recente opsplitsingsproces van Scirpus s.l. (RAYNAL 1973; LYE 1971a, 1971b, 1971c, 1973). In die gevallen is vrijwel steeds een korrekt gebruik gemaakt van de gegevens, 1) omdat ze mooi gekorreleerd bleken met morfologische en andere kenmerken, maar ook 2) omdat daar kon worden gewerkt met morfologisch gespecialiseerde embryotypes die 3) daarenboven nog een beperkt tot zeer beperkt taxonomisch areaal bezitten. Mij lijkt het dat slechts onder die laatste twee voorwaarden een verantwoord positief gebruik kan worden gemaakt van de embryografie, en daarbij vermelden we expliciet volgende types: Schoenoplectus-, Eleocharis-, Websteria-, Bulbostylis-, Abildgaardia-, Ficinia-, Carpha-, Trilepis-type.

Daarentegen kunnen naar mijn mening de meer algemeen verspreide types, met name het Carex-, Schoenus-, Fimbristylis-, Cyperus-type niet in de positieve zin worden gebruikt. Wanneer evenwel blijkt dat ze gekorreleerd zijn met niet-embryografische kenmerken, kan men eventueel besluiten tot een zekere graad van verwantschap. Maar op zichzelf, zonder gekorreleerde morfologische kenmerken, kan men a.h.v. een gelijk of een gelijkend embryo van de hierboven opgesomde types niet stellen dat twee of meer genera moeten worden verenigd, of nauw met elkaar zijn verwant.

- \* VAN DER VEKEN (1965: 346) beweerde: "on peut voir dans l'uniformité des embryons de Cyperus s.l. un nouvel argument, quoique pas absolu, pour une conception large du genre". Hiermee ga ik dus niet helemaal akkoord (zie verder!), en de auteur beseftte ook de relativiteit van deze stelling, vandaar de veelzeggende tussenzin!
- \* Nu het wat meer complex geval Oxycaryum. Opnieuw VAN DER VEKEN (1965: 311) zag een zekere embryografische gelijkennis met Cyperus nudicaulis Poir. (= C. pectinatus Vahl, zie Anosporum, genus 8.5b). Dit zijn twee morfologisch sterk verschillende soorten, maar met een opvallende gelijkennis, wellicht een analogie, waarvan het ontstaan is toe te schrijven aan de gelijkende oekologie van beide soorten, nl. de aanwezigheid van kurkweefsel rond het vruchtje. Vooreerst zijn deze embryo's niet bijzonder gelijkend, en tweedens is een korrelatie met een analogie (valse synapomorfie) een valse korrelatie. Zelfs al waren de embryo's opvallend gelijkend, dan nog kan m.i. dit argument niet zonder meer worden gebruikt om beide taxa als nauwe verwanten te beschouwen.

- \* Een korrekter gebruik van de embryografische gegevens kan ik signaleren uit het recente werk van HAINES & LYE (1983: 23) die stellen: "an aberrant type in any group often indicates a wrong placement", m.a.w. wanneer deze gegevens als negatief diskriminerend worden gebruikt, zijn de te nemen taxonomische besluiten duidelijk.

Vanzelfsprekend kunnen we dan nog discussiëren over het belang dat moet worden gehecht aan de aanwezigheid van (licht) verschillende embryovormen of -types binnen een taxon (bvb. genus). In dergelijke gevallen is het aangewezen om pragmatisch te werk te gaan, i.c. het afwijkend embryotype kan een signaalfunctie vervullen, die het opzoeken van andere, gekorreleerde eigenschappen vereenvoudigt. Zoals echter zal worden aangetoond kunnen binnen een genus (licht) verschillende embryotypes voorkomen, net zoals ook andere morfologische kenmerken -binnen "beaalde" grenzen- kunnen variëren.

Toch zijn er gevallen te signaleren waar zelfs deze meer algemene types met recht kunnen worden aangewend voor taxonomische interpretaties, nl. wanneer ze voorkomen onder een bepaalde, zeldzame vorm met een beperkt taxonomisch areaal. In feite komt het hierop neer dat deze vorm dan eigenlijk als een type van de eerste categorie wordt gezien, en dan ook als zodanig gaat functioneren.

- \* Van Courtoisina zijn twee soorten embryografisch bestudeerd, en beide bezitten een Cyperus-type embryo, maar zeer opvallend gekenmerkt door een sterk ontwikkelde grote koleoptiellip (VAN DER VEKEN 1965: fig. 32 D,E).
- \* Cyperus s.l. en een groot aantal andere cyperoïde genera bezitten een Cyperus-type embryo. Er is echter op gewezen (VAN DER VEKEN 1965: 346) dat slechts bij Cyperus s.l. een min of meer goed ontwikkelde kam op het koleoptiel aanwezig is, en dat die ontbreekt bij de andere genera. In die zin kan de homogeniteit met de bijzondere variant toch enigzins als argument worden gehanteerd bij het verdedigen van de brede taxonomische opvatting van Cyperus. Een probleem hierbij blijft wel bestaan: moeten we nu de aanwezigheid van een kam als gespecialiseerd beschouwen of eerder het ontbreken ervan? Komt nog daarbij dat dit kenmerk niet strikt kwalitatief werkt, ook hier zijn overgangsvormen met zwak ontwikkelde kam -in beide groepen!- aangetroffen.

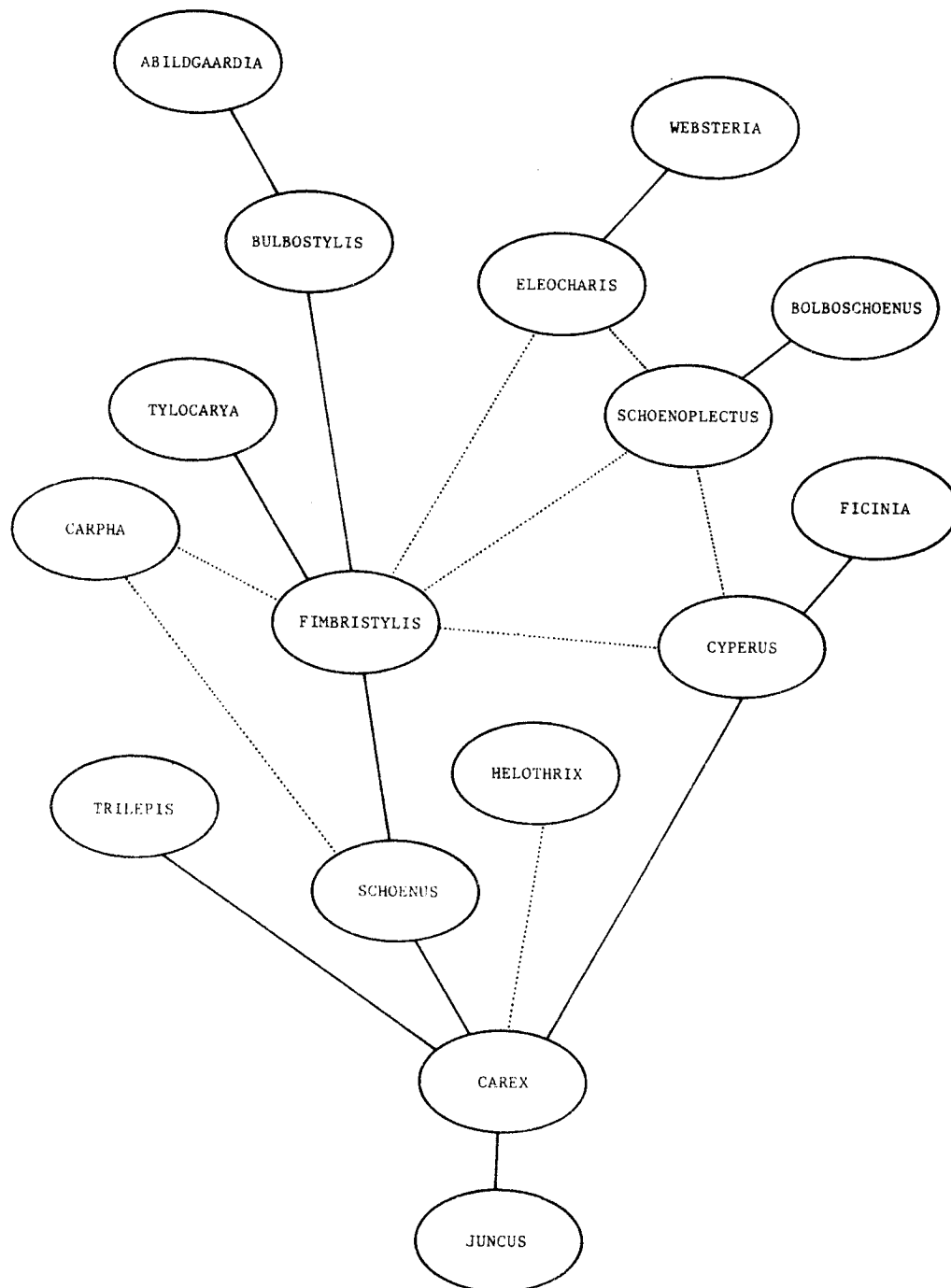


FIG. 3.4

Semofylese van de embryotypes. Volle lijnen stellen waarschijnlijke relaties voor, puntlijnen eerder twijfelachtige of onduidelijke relaties.



#### D. Embryografische typologie en semofylese (FIG. 3.4)

---

In navolging van VAN DER VEKEN (1965: 300-302, fig. 33) heb ik me gewaagd aan het resumeren van de bestaande gelijkenissen tussen de hier onderscheiden types in een hypothetisch afleidingsschema, wat -het weze beklemd- niet betekent dat een hoog gespecialiseerd type tijdens zijn ontwikkeling alle semofyletisch voorgaande types 'doorloopt'. De betekenis van het schema kan eerder als volgt worden begrepen: uit het eenvoudigste basistype (Carex) kunnen door differentiatieprocessen trapsgewijze de andere types tot en met de hoogst ontwikkelde worden afgeleid. Bij de diverse genera nu is de mate van specialisatie, het aantal differentiatietrappen verschillend, en van dit aanwezige aantal hangt af tot welk niveau in dit schema hun embryo zich kan ontwikkelen.

Tijdens de bespreking van de hier onderscheiden types, worden ze gedefinieerd en hun affiniteiten geschetst. Meteen wordt gewezen op enige problemen bij deze 'afleidingsmaneuvers', inherent aan de typologisch-semofyletische methode. Tenslotte geven we ook de taxonomische verspreiding weer, volgens het hier voorgestelde schema.

##### 1. Carex-type

Uit het vrijwel ongedifferentieerde Juncus-stadium, aan het einde van de eerste groeifase, ontwikkelt zich het Carex-type, indien geen bijzondere specialisatieprocessen optreden. Bijgevolg bevinden wk en k1 zich in het volgroeide embryo op hun oorspronkelijke positie. De ks-vorm en -oriëntatie blijkt enigszins variabel, hoewel deze variabiliteit beperkt is tot de embryo's met een (zeer) breed ellipsvormig tot vrijwel ronde ks.

Voor enige zeer weinig gedifferentieerde embryo's bij diverse Schoeneae, Cryptangieae en Hypolytreae is een type onderscheiden, dat verschillende namen heeft ontvangen (Cladium-, Hypolytrum-, Mapania-type). Vooreerst is de grens tussen dit type en een weinig gedifferentieerd Carex-embryotype bijzonder vaag en overgangsvormen zijn frekvent; ten tweede als het toch nuttig wordt geacht om deze embryo's als een type te onderscheiden, kunnen deze misschien beter als het Juncus-type worden vermeld. In deze studie zijn ze beschreven als Carex-types, met aanduiding van de geringe differentiatiegraad.

Bij: - Hypolytreae  
- Scirpeae p.p. (Baeothryon)

- Dulichieae
- Arthrostylideae p.p. (Actinoschoenus, Arthrostylis?,  
Trachystylis)
- Rhynchosporae
- Schoeneae p.p. (Cladium, Costularia, Evandra, Oreobolus, Ptilanthelium)
- Cryptangieae
- Bisboeckelereae p.p. (Bisboeckelera, Calyptrrocarya)
- Cariceae

## 2. Trilepis-type

Dit kan uit het Carex-type worden afgeleid via enkele verdere differentiatieprocessen: sterk verbreden en afvlakken van het kotel, ontwikkeling van een (sterke) inwendige kam op L, zeer groot ontwikkeld b1, schuin laterale ligging van een opvallend brede wk.

Bij: Trilepideae

## 3. Schoenus-type

Door een sterk uitgroeien van L verschuift b1 naar schuin lateraal, en wk schuift opwaarts naar schuin lateraal; de ks blijft dwars op b1. Over de gehele familie gezien is de vorm van het embryo behoorlijk variabel (typisch: eerder laag tolvormig), en overgangsvormen naar het Carex- en Fimbristylis-type zijn niet zeer zeldzaam.

- Bij: - Chrysitricheae p.p. (Chorizandra)
- Scirpeae p.p. (Eriophorum p.p., Phylloscirpus)
  - Arthrostylideae p.p. (Arthrostylis?, Trichoschoenus)
  - Schoeneae p.p. (Baumea, Caustis, Gahnia, Gymnoschoenus, Lepidosperma, Mesomelaena, Morelotia, Neesenbeckia, Reedia, Schoenus p.p., Tetarrhia)
  - Sclerieae p.p. (Scleria p.p.)
  - Bisboeckelereae p.p. (Becquerelia)
  - Cariceae p.p. (Carex p.p.)

## 4. Helothrix-type

Dit wordt door sommigen slechts als een variant van het Schoenus-type beschouwd, en in bepaalde gevallen zelfs helemaal niet erkend. Het verschil is weliswaar gering, nl. de ks-oriëntatie // b1, maar als verdediging voor de erkenning hier kan gewezen worden op het algemeen aanvaarden van het Cyperus-type en het Fimbristylis-type, van elkaar verschillend slechts door hetzelfde kenmerk.

Bij: Schoeneae p.p. (Schoenus p.p., Tricostularia)

5. Fimbristylis-type

Hier is de verschuiving compleet doorgevoerd, met lateraal verdrongen wk en basaal b1, de ks blijft dwars op b1. Bij diverse genera zijn overgangsvormen (met min of meer schuin laterale ligging van wk en b1) naar het Schoenus-type merkbaar. Te onderscheiden blijven ze evenwel door de fimbri-stylidoïde vorm met groot, breed, vaak gewelfd of umbonaat kotyl.

Bij: - Chrysitricheae p.p. (Hellmuthia?, Lepironia)  
 - Scirpeae p.p. (Scirpus, Eriophorum): overgang naar Schoenus-type  
 - Abildgaardieae p.p. (Crosslandia, Fimbristylis)  
 - Sclerieae p.p. (Scleria p.p.)  
 - Bisboeckelereae p.p. (Diplacrum)

6. Carpha-type

De afleiding van dit type is enigszins onzeker. Twee mogelijke wegen zijn denkbaar, enerzijds uit het Schoenus-type, met verder verschuiven en uitgroeien van koleoptiel en b1, of anderzijds uit het Fimbristylis-type, waarbij de wortel-aanleg flink uitgroeit. Zeer opvallend is in elk geval de toegespitste vorm van het kotyl en het "gesteelde" wk.

Bij: Schoeneae p.p. (Carpha, Trianoptiles)

7. Tylocarya-type

Dit verschilt van het Fimbristylis-type in slechts 1 kenmerk: een insnoering boven wk, waarvan de potentiële belangrijkheid echter bij andere types zeer duidelijk blijkt (hoewel het bij die andere types met meer kenmerken is gekorreleerd). Konsekvent is hier dan ook maar een type onderscheiden, hoewel aan het nut kan worden getwijfeld.

Bij: Abildgaardieae p.p. (Tylocarya)

8. Bulbostylis-type

Dank zij enkele waarnemingen van stadia uit de ontogenese kon VAN DER VEKEN (1965: 307) vaststellen dat wk zich ter plaatse ontwikkelt en dat het koleoptiel zich sterk gaat overbuigen en daardoor naast wk komt te liggen. Dit was voor VAN DER VEKEN (1965: 301) de reden om dit type rechtstreeks uit het Carex-type af te leiden, waardoor het dan eigenlijk zeer sterk zou afwijken van alle andere. Ik meen dat desondanks een vergelijking met Fimbristylis zich opdringt, o.a.

omwille van de nauwe taxonomische affiniteiten. Wat is dan een mogelijke verklaring? We moeten eerst deze types tot hun essentie herleiden, d.w.z. het zich zeer sterk ontwikkelende koleoptiel. In het Fimbristylis-type drukt dit wk opzij en stelt zichzelf in de plaats ervan, in het Bulbostylis-type verloopt de groei niet lateraal, maar schuin vooruit en dan ombuigend, waardoor de verschuiving van wk niet optreedt. Dit is inderdaad een aardig verschil en verdient zeker het type-niveau, maar is toch niet zo ingrijpend als uit de vol-groeide embryo's zou worden opgemaakt.

Bij: Abildgaardia p.p. (Bulbostylis p.p., Nemum)

#### 9. Abildgaardia-type

Nog een stap verder in de specialisatie vinden we bij dit type, dat van Bulbostylis verschilt door de sterke ontwikkeling van b2, vaak bijna even groot als b1, door de aanwezigheid reeds van b3, en door de kokervormige omhullende basis van b1. In Nelmesia (waarvan slechts onvolgroeide embryo's bekend zijn) is L op dat jonge stadium reeds zeer sterk ontwikkeld, wellicht zou een volgroeid embryo merkkelijk afwijken van het gewone Abildgaardia-type.

Bij: Abildgaardia p.p. (Abildgaardia, Bulbostylis p.p., Nelmesia)

#### 10. Cyperus-type

Dit type kan men zich voorstellen als een verder geëvolueerde vorm uit het Helothrix-type, waarbij wk helemaal lateraal is verdrongen door het sterk uitgegroeide koleoptiel, en waardoor b1 helemaal basaal is gericht, met de spleetvormige ks // b1.

Binnen dit goed herkenbare type kunnen enige varianten worden onderscheiden, probleem hierbij is wel dat het voorkomen van deze varianten niet volledig gekorreleerd is met andere fenomenen.

Zo stellen we met VAN DER VEKEN (1965: 346) dat bij de soorten uit Cyperus s.l. (sensu KÜENTHAL) een goed ontwikkelde vorm met b2 en een kam binnen op L wordt waargenomen. Dit staat dan in opvallende tegenstelling met de situatie bij de andere genera met Cyperus-type embryo, waar slechts b1 goed ontwikkeld is en b2 klein blijft of afwezig is en waar ook de kam op L ontbreekt. Helaas zijn binnen Cyperus s.l. enige notoire uitzonderingen op deze te mooie regel geregistreerd. Bij C. dichrostachyus Steud., C. haematocephalus C.B. Clarke, C. halpan L., C. unicolor Bock. (VAN DER VEKEN 1965: fig. 30 O, 30P, 30V, 30N) en nog andere is een embryo met slechts b1 en zonder kam op L waargenomen.

Ook hier is het interessant om te wijzen op het weinig gedifferentieerde embryo van C. deciduus Böck. (o.c.: fig. 31R), een soort die omwille van zijn afvallende aartjes in Mariscus werd geplaatst, maar daar reeds makromorfologisch niet thuishoort, en dus ook embryografisch niet lijkt op de goed ontwikkelde Mariscus-embryo's met hun b2 en kam op L. Eenzelfde, weinig ontwikkeld embryo is gesignaleerd voor C. halpan L., waar C. deciduus wél op lijkt, makromorfologisch (KÜKENTHAL 1936a: 473).

Opmerkelijk is ook het ongewone embryo van C. crassipes Vahl (VAN DER VEKEN 1965: fig. 30Y, sub C. maritimus Poir.), groot, slank, met spits kotyl, maar toch weinig gedifferentieerd, zonder b2, zonder kam op L. Deze soort hoort thuis in het ?genus Galilea, en dit kenmerk zou dus een generische grens kunnen aanduiden. Ook een andere soort uit dit taxon, C. conglomeratus Rottb. (o.c.: foto 6) vertoont een gelijkend embryo, b2 is een weinig ontwikkeld, maar de aanwezigheid van een kam is op de foto niet waarneembaar.

Embryo's met een insnoering boven wk en schuin opwaarts gericht wk, m.a.w. van het Ficinia-type, vinden we her en der verspreid over diverse secties van Cyperus (o.c.: 294, 296) en blijkt dus hier zonder taxonomische waarde.

De twee bestudeerde soorten uit Courtoisina bezitten een embryo met een opmerkelijk sterk ontwikkelde L, wat als een leuke bevestiging van hun geïsoleerde taxonomische positie zou kunnen gelden, indien niet een zeer gelijkende embryo-vorm bekend was bij twee niet nauw verwante soorten, C. iria L. en C. reduncus Böck. (o.c.: fig. 29S, 30K).

De goed gedifferentieerde vorm (met b1, b2, kam op L, L be-  
duidend groter dan l) treffen we aan bij:

Cypereae p.p. (Cyperus, Courtoisina, Kyllinga, Mariscus, Pycneus, Queenslandiella, Remirea, Sphaerocyperus, Torulinium)

De weinig gedifferentieerde vorm (met weinig ontwikkelde of afwezig b2 en kam op L, L weinig of niet groter dan l) is waargenomen bij:

Cypereae p.p. (Alinula, Androtrichum, Ascolepis, Ascopholis, Kyllingiella, Lipocarpa, Oxyca-  
ryum, Scirpoides, Volkiella, en spora-  
disch bij Cyperus)

# 11. Ficinia-type

Opnieuw is dit type door slechts één kenmerk verschillend van het Cyperus-type, nl. de aanwezigheid van een uitgespro-

ken insnoering van de kotylbasis net boven de laterale wk, waardoor dit wk (schuin) opwaarts gericht staat. Omwille van het duidelijk taxonomisch belang van dergelijke verschijnselen bij andere taxa, is ook hier zoals in de andere gevallen konsekwent deze vorm als type erkend. Het taxonomisch belang hier wordt enigzins afgezwakt door de vaststelling dat ook verspreid binnen Cyperus dit type is waargenomen, o.a. bij C. compressus L., C. rubicundus Vahl, C. spectabilis Link, C. hermaphroditus (Jacq.) Standl., en nog andere! (VAN DER VEKEN 1965: 294).

Bij VAN DER VEKEN (1965: 344) is gewezen op deze variant, maar zonder verdere kommentaar i.v.m. de belangwekkende implicaties. Deze variant wordt er vermeld bij Ficinia, Isolepis, Eleogiton en Holoschoenus. Dit laatste is eigenlijk foutief, omdat van de typische "Holoschoenus" (= Scirpoides)-soorten geen enkele deze insnoering vertoont, wel Scirpus beccarii Böck. (= Eleogiton?) en S. nodosus Rottb. (= Ficinia?, zie genus 7.1) bezitten dit kenmerk. Desmoschoenus is daarenboven in de opsomming vergeten.

Bij: - Ficinieae  
 - Cypereae p.p. (Cyperus p.p.)

## 12. Schoenoplectus-type

Dit type kan men, zoals VAN DER VEKEN (1965: fig. 33) veronderstelde, afgeleid zien uit het Cyperus-type, middels een sterke verbreding van het kotyl en uitgroeiing van L, maar m.i. is een afleiding uit het Fimbristylis-type eveneens mogelijk. Alleen is daar het probleem van de ks, die bij Schoenoplectus // b1 zou zijn gelegen. Vooreerst is het waarnemen van die ks niet eenvoudig, en ten tweede zijn vorm en oriëntatie van ks bij Schoenoplectus in belangrijke mate verstoord door de zeer asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel.

Bij: Fuireneae p.p. (Fuirena, Hymenochaeta, Schoenoplectus)

## 13. Bolboschoenus-type

Van het Schoenoplectus-type onderscheidt dit zich door de vérgaande differentiatie, nl. naast b1 en b2 is ook vaak een duidelijke b3 aanwezig, b1 is verder kokervormig rond b2 en b3 uitgegroeid, en last but not least, opnieuw is een inkeping bij wk waarneembaar, deze keer onder wk, dus wk afgrenzend t.o.v. het koleoptiel.

Bij: Fuireneae p.p. (Bolboschoenus)

14. Eleocharis-type

Ook hier is een discussie mogelijk over de afleiding van dit type. VAN DER VEKEN (1965: 332) stelt een verwantschap met het Fimbristylis-type voorop, omwille van de oriëntatie van ks dwars op b1. SHAH (1964: 41, 46) daarentegen dacht aan een afleiding uit het Schoenoplectus-type, vooral omwille van de opvallende gelijkenis in omtrek. Naar mijn mening gaat het om een overgangsvorm tussen beide types in. In deze typologie werken we trouwens niet zo zeer met reële entiteiten, maar met extremen, wat vaak een vertekend of alleszins vereenvoudigd beeld van de werkelijkheid geeft. Bij dit soort embryo met uittredend b1 (voor de kieming!) is een uitspraak over de ks-oriëntatie daarenboven weinig zinvol, aangezien deze zich zal vormen rondom dat eerste blaadje. Vandaar, ergens tussen het Fimbristylis- en Cyperus-type in heeft zich een ontwikkeling voorgedaan in de richting van de fungiforme embryo's, en daaruit is o.a. het Eleocharis-type gegroeid.

Bij: Eleocharideae p.p. (Eleocharis)

15. Websteria-type

Als laatste konsekwentie van de aangenomen houding om bepaalde morfologische variaties, i.c. inkepingen bij wk, zwaar te laten doorwegen bij het erkennen van embryografische types, komt hier dan dit laatste type. Deze is goed gelijkend op het Eleocharis-type, maar verschilt ervan door de hogere differentiatiegraad, met b3 en kokervormige b1-basis, en door de aanwezigheid van een inkeping boven wk, die dus wk scheidt van het kotyl.

Bij: Eleocharideae p.p. (Websteria)

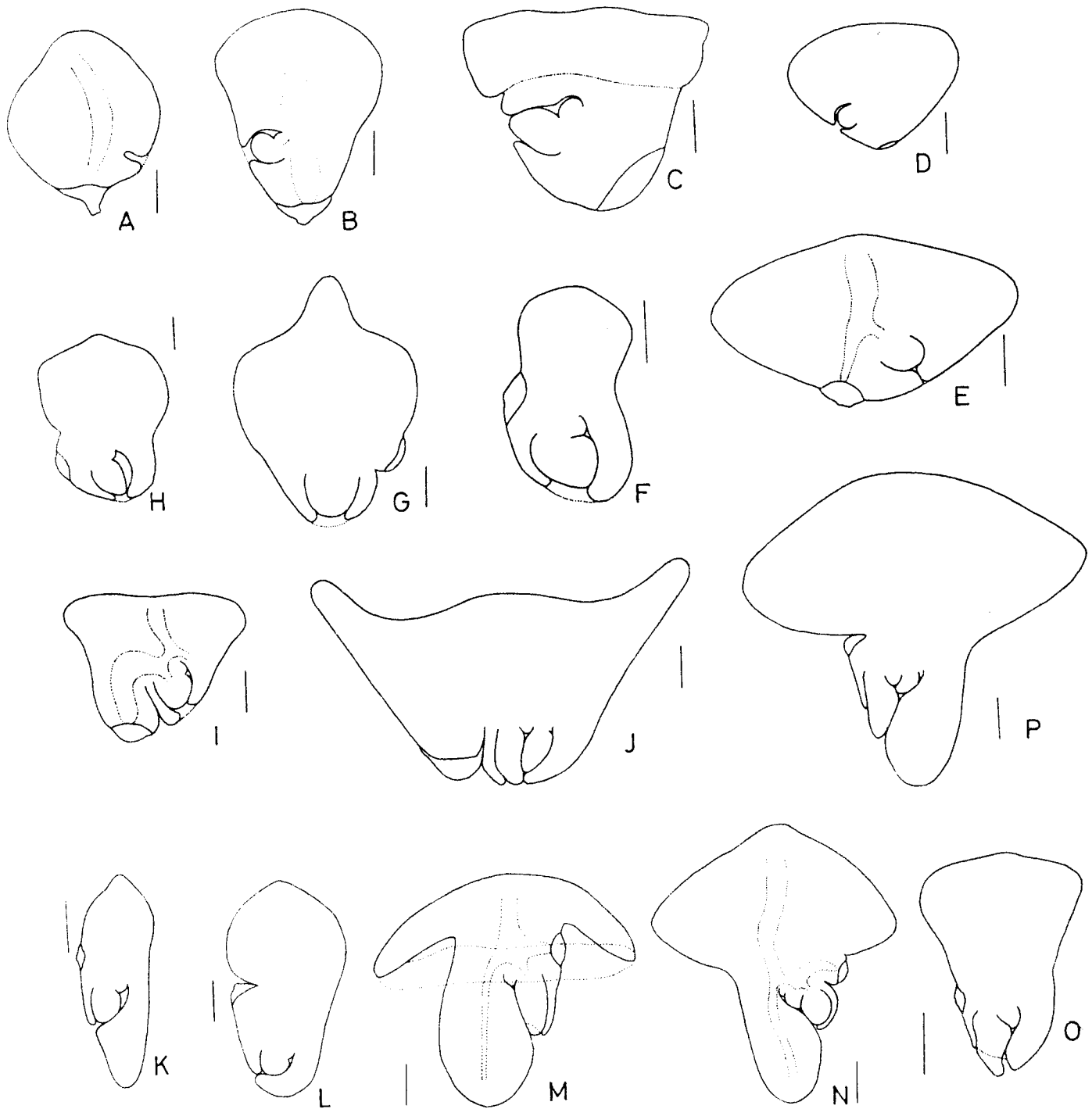


FIG. 3.5

Sagittaal zicht van de hier erkende embryotypes -A: Juncus-type (Mapania kurzii C.B. Clarke). -B: Carex-type (C. obtusata Liljebl.). -C: Trilepis-type (Afrotrilepis pilosa (Böck.) J. Raynal). -D: Schoenus-type (S. ericetorum R.Br.). -E: Helothrix-type (Tricostularia undulata (Thw.) Kern). -F: Fimbristylis-type (F. spicigera Kern). -G: Carpha-type (C. glomerata (Thunb.) Nees). -H: Tylocarya-type (Fimbristylis nelmesii Kern). -I: Bulbostylis-type (B. melanocephala (Ridl.) C.B. Clarke). -J: Abildgaardia-type (A. oxystachya (F. v. Muell.) Goetgh., comb. nov. provis.). -K: Cyperus-type (Courtoisina assimilis (Steud.) Goetgh., comb. nov. provis.). -L: Ficinia-type (F. bulbosa Nees). -M: Schoenoplectus-type (S. junceus (Willd.) J. Raynal). -N: Bolboschoenus-type (B. grandispicus (Steud.) Lewejohann & Lobin). -O: Eleocharis-type (E. uniflora Seberg). -P: Websteria-type (W. confervoides (Poir.) S. Hooper).



### E. Sleutel tot het bepalen van de embryotypes (FIG. 3.5)

---

1A. Wk (sub)basaal .....	2
B. Wk schuin lateraal of lateraal .....	5
2A. B1 nog niet ontwikkeld .....	( <u>Juncus</u> )
B. B1 duidelijk aanwezig .....	3
3A. B1 lateraal .....	<u>Carex</u>
B. B1 (secundair) basaal .....	4
4A. B2 klein, b3 niet aanwezig .....	<u>Bulbostylis</u>
B. B2 groot, b3 duidelijk ontwikkeld .....	<u>Abildgaardia</u>
5A. B1 lateraal of schuin lateraal .....	6
B. B1 basaal .....	8
6A. B1 lateraal, kotyl afgeplat en schotelvormig verbreed .....	<u>Trilepis</u>
B. B1 schuin lateraal .....	7
7A. Ks dwars op b1 .....	<u>Schoenus</u>
B. Ks // b1 .....	<u>Helothrix</u>
8A. Embryo fungiform .....	9
B. Embryo niet fungiform .....	12
9A. B1 uittredend .....	10
B. B1 binnen koleoptiel blijvend .....	11
10A. Inkeping boven wk, b3 ontwikkeld .....	<u>Websteria</u>
B. Geen inkeping boven wk, b3 niet aanwezig .....	<u>Eleocharis</u>

- 11A. Inkeping onder wk, b3 ontwikkeld ..... Bolboschoenus  
B. Geen inkeping onder wk, b3 niet aanwezig .. Schoenoplectus
- 12A. Ks dwars op b1 ..... 13  
B. Ks // b1 ..... 15
- 13A. Geen insnoering bij wk ..... Fimbristylis  
B. Insnoering bij wk waarneembaar ..... 14
- 14A. Insnoering onder wk, kotyl toegespitst ..... Carpha  
B. Insnoering boven wk, kotyl breed ..... Tylocarya
- 15A. Insnoering boven wk ..... Ficinia  
B. Geen insnoering tussen kotyl en wk ..... Cyperus

#### 4. DE VEGETATIEVE ANATOMIE

---

##### A. Typologie: de grote drie

---

##### 1. Omschrijving (FIG. 4.1, 4.2 & 4.3)

---

In de jongste cyperologische literatuur worden nu meestal drie hoofdtypes onderscheiden, nl. het eucyperoïde type (meest algemeen), het chlorocyperoïde type (bij *Cyperus* s.l. en verwanten) en het fimbristylidoïde type (bij de *Abildgaardieae*). Het beperkte voorkomen van de twee gespecialiseerde types wijst op het taxonomisch belang ervan, en RAYNAL (1973: pl. 8) heeft er op een schitterende manier gebruik van weten te maken bij het opstellen van de klassifikatie en fylogeneze van de *Cyperoideae*.

De geleidelijke ontdekking, de omschrijving en de taxonomische problemen worden in het volgende punt beschreven. Dit temporele effect heeft er evenwel voor gezorgd dat de vermelde anatomische types niet altijd werden begrepen zoals nu, en dat de oudere literatuur dus met de nodige omzichtigheid moet worden benaderd. Recent wordt ook veel aandacht geschonken aan het voorkomen van de bijzondere fotosynthesecycli, zoals o.a. de C4-cyclus (met zijn subtypes) en de korrelatie die lijkt te bestaan met de gespecialiseerde anatomietypes, vanwaar trouwens het begrip "Kranz-syndroom". Dit probleem wordt besproken onder punt 3.

Het belangrijkste criterium om de 3 types te onderscheiden ligt in de aanwezigheid en de aard van de scheden (Kranz!) die de vaatbundels omgeven; vooral rond de kleine vaatbundels in de bladlamina zijn die goed waarneembaar (METCALFE 1971: 25; RAYNAL 1973: 146-147; BROWN 1975: 397-398; CAROLIN c.s. 1977: 413). Een te vermelden punt hierbij is de aan- of afwezigheid van Kranz-cellen. Deze cellen zijn herkenbaar aan de soms opvallend donkergroene kleur, d.w.z. een ongewone vorm van chlorofylconcentratie (HOLM 1899b: 175-176); ultrastructurele verschillen in de chloroplasten e.a. celorganellen zijn gekend (CAROLIN c.s. 1977). Geëkoreleerd met het voorkomen van Kranz-cellen blijken een groot aantal fysiologische en biochemische verschijnselen, alle m.b.v. diverse meettechnieken min of meer frekwent gebruikt voor het dedekteren van planten met het Kranz-syndroom (BROWN 1975: 400; TAKEDA c.s. 1980: 56).

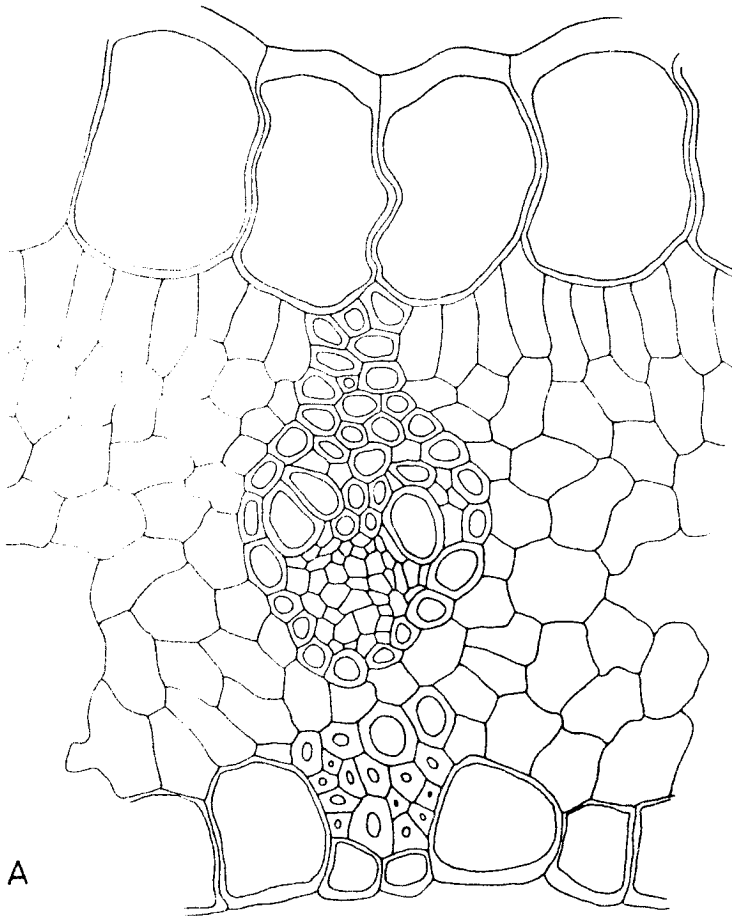


FIG. 4.1

Vaatbundels van het eucyperoïde anatomietype -A: Cyperus glaucophyllus Böck., blad dwars. -B: Courtoisina cyperoides (L.) Sojak, stengel dwars. (A-B: uit DRUYTS-VOETS 1970: fig. 1b & 10c).

1. Het eucyperoïde type: wordt gekenmerkt door de aanwezigheid rond de vaatbundel van twee omhullende scheden, opgebouwd uit axiaal verlengde cellen; de binnenste schede is fibreus (= opgebouwd uit dikwandige, sterk axiaal gestrekte cellen), de buitenste uit hyaliene, parenchymatische, veel minder gestrekte cellen; verder zijn de mesofylcellen die aan de buitenste schede grenzen niet of niet opvallend radiaal gerangschikt t.o.v. de vaatbundel.
2. Het chlorocyperoïde type: heeft eveneens twee vaatbundelscheden, maar in dit geval is de binnenste schede parenchymatisch en chlorofylhoudend (met Kranz-type chloroplasten), en de buitenste schede is fibreus, dus net omgekeerd als bij het vorige type; bovendien zijn hier de aangrenzende mesofylcellen wél duidelijk radiaal gestrekt en gerangschikt rond de vaatbundel; deze ring wordt soms wel eens als een buitenste derde schede beschouwd.
3. Het fimbristylidoïde type: bezit drie vaatbundelscheden, de binnenste is parenchymatisch, met Kranz-chloroplasten die echter licht verschillen van het vorige type (CAROLIN c.s. 1977: 417), de middelste is fibreus, en de buitenste bestaat uit dunne, parenchymatische, meestal hyaliene cellen; de aangrenzende mesofylcellen zijn zoals bij het vorige type radiaal gestrekt rond de vaatbundel, en zou als een vierde schede kunnen worden beschouwd.

Deze oppervlakkige beschrijvingen worden verder (pt. 3a) kritisch besproken, waarbij wordt voorgesteld om de hier gebruikte dubbelzinnige termen door eenduidig gedefinieerde te vervangen.

## 2. Ontdekking en waardering

---

Als ontdekker van de radiaal gerangschikte mesofylcellen bij chlorocyperoïde planten staat DUVAL-JOUE (1874) bekend. HABERLANDT (1882: 121-124, Taf. 4, fig. 6) heeft deze ontdekking kunnen vervolledigen door zijn waarneming van de vaatbundelscheden, vooral dan i.v.m. het voorkomen van een binnenste, parenchymatische schede, opgebouwd uit chlorofylhoudende cellen, althans bij bepaalde Cyperaceae. Beide auteurs echter bestudeerden slechts of vooral extratropische vertegenwoordigers van de familie, waardoor het belang van hun waarnemingen voor de taxonomie verloren ging.

Met RIKLI (1895) betreden we echter nieuwe paden, aangezien hij in zijn studie de gehele familie, dus ook de tropische vertegenwoordigers heeft opgenomen. Daaruit heeft hij de passen-

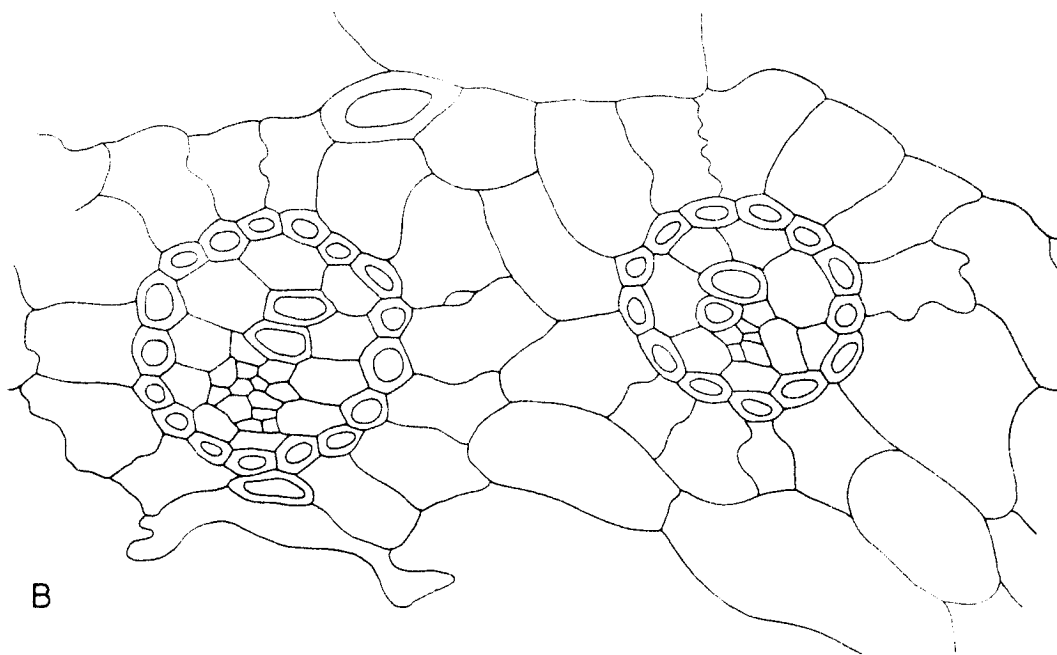
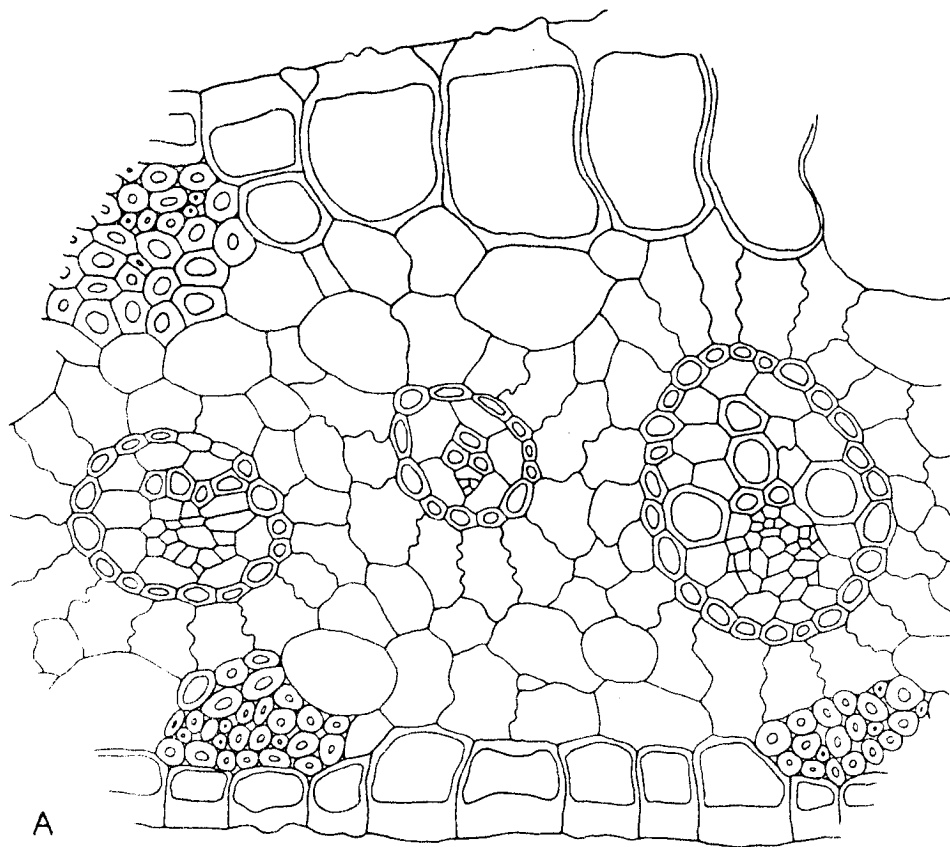


FIG. 4.2

Vaatbundels van het chlorocyperoïde anatomietype -A: Cyperus rotundus L., blad dwars. -B: Sphaerocyperus erinaceus (Ridl.) Lye, blad dwars. (A-B: uit DRUYTS-VOETS 1970: fig. 2b & 11b).

de taxonomische konklusies getrokken, zij het dan wat overdreven: de familie Cyperaceae wordt onderverdeeld in twee subfamilies, naargelang hun anatomietype, in "Eucyperaceen" en "Chlorocyperaceen". Om het wat overdreven karakter van deze splitsing nog duidelijker aan te tonen, kan worden vermeld dat uit Eleocharis en Cyperus (s.s.!) resp. Chlorocharis en Chlorocyperus worden afgesplitst, en deze nieuwe genera worden meteen in de andere onderfamilie Chlorocyperoideae geplaatst! Ondanks alles blijft dit werk zeer verdienstelijk, door het omvattend karakter, waardoor het taxonomisch belang van dit anatomisch kenmerk aan het licht is gekomen. Verschillende auteurs hebben trouwens geput uit deze bron van informatie bij het opstellen van hun eigen werk, zoals HOLM (1899b: 176-177, 1899c: 443-445, etc.), PALLA (1889), CHERMEZON (1937), VAN DER VEKEN (1964 & 1965), RAYNAL (1973),... Met reden kan men RIKLI beschouwen als de grondlegger van het systematisch anatomisch onderzoek in de Cyperaceae.

De volgende stap wordt gezet door METCALFE (1971) die in zijn sytematisch anatomisch werk van de Angiospermae ook de Cyperaceae heeft behandeld, en waarbij van de meeste genera als steekproef een aantal soorten zijn bestudeerd. Dit overzichtswerk heeft m.i. toch een deel van zijn doel gemist, nl. het aantonen van de taxonomische implicaties die de anatomische feiten met zich meebrengen, wellicht omdat hij met een te konservatief kaderend systeem van klassifikatie heeft gewerkt, waardoor nieuw te ontdekken entiteiten niet uit de verf komen. De auteur verontschuldigt zich wel hiervoor: "it may be rash for a botanist who is primarily an anatomist to make even the crudest attempt to discuss the taxonomy of a family such as the Cyperaceae" (METCALFE 1971: VI), maar het eindresultaat zou wellicht zinvoller zijn geweest, als méér taxonomen hadden kunnen bijdragen bij het tot stand komen van dit werk. Over het algemeen kan men de auteur een gebrek aan duidelijke uitspraken verwijten; blijkbaar heeft hij deze aan de taxonomen willen overlaten. Dit is m.i. minder wenselijk, aangezien METCALFE zelf toch wel de best geplaatste persoon is om over het taxonomisch belang van anatomisch feitenmateriaal uitspraken te maken, eventueel in overleg met taxonomen. Een lezenswaardige evaluatie van dit werk wordt ons door BAAS (1971) geleverd, waarin met kennis van zaken de sterke en zwakke kanten van het werk worden aangetoond: dit volume kan vooral als informatiebron worden gebruikt, met min of meer voorzichtige uitspraken i.v.m. de taxonomische appreciatie van bepaalde anatomische feiten.

De definitieve doorbraak van de synthetiserende fase is ingezet met het aantonen van de korrelatie tussen anatomietype en bepaalde biochemische varianten in de fotosynthesecyclus door LERMAN & RAYNAL (1972) en RAYNAL (1972b); die heeft tenslotte in een reeds als klassiek te beschouwen geïntegreerde studie (RAYNAL 1973) een schitterend hoogtepunt bereikt. Planten met een gespecialiseerd anatomietype zouden de bijzondere fotosynthesecyclus vertonen, samen met nog een aantal gekorreleerde verschijn-

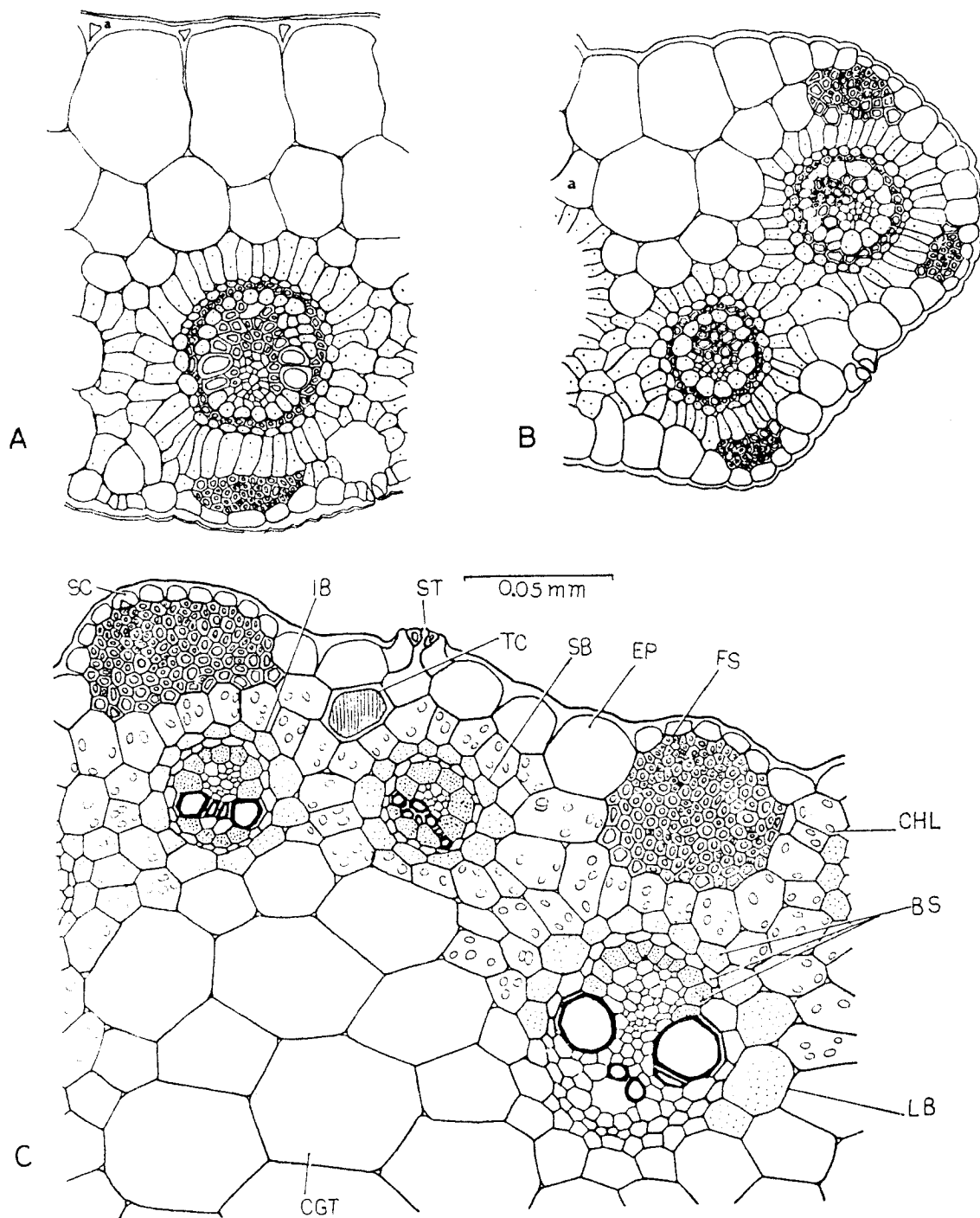


FIG. 4.3

Vaatbundels van het fimbristylidoïde anatomiotype —A: *Abildgaardia ovata* (Burm. f.) Kral, blad dwars. —B: *Bulbostylis contexta* (Nees) Bodard, blad dwars. —C: *Fimbristylis complanata* (Retz.) Link, blad dwars. (A-B: uit GORDON-GRAY 1971: fig. 6 & 7; C: uit SHARMA & MEHRA 1972: fig. 14).



selen (het "Kranz-syndroom"). Later zijn evenwel afwijkende gevallen bekend geraakt, en volledige klaarheid rond deze zaken ontbreekt nog, vooral omdat blijkt dat de verschillende meettechnieken om tot het herkennen van een C4- of C3-plant te komen (benaming n.a.v. een element uit de twee verschillende fotosynthesecycli), niet alle even betrouwbaar zijn en soms ook door externe factoren sterk kunnen worden beïnvloed (R.P. ELLIS, mond. med.).

### 3. Problemen

---

#### a. Homologie en terminologie van de vaatbundelscheden

---

Beide punten had ik eerst afzonderlijk willen behandelen, maar eigenlijk zijn ze te nauw verbonden, waardoor ik onvermijdelijk in herhaling zou zijn getreden bij een aparte bespreking.

Het hier te behandelen probleem wordt veroorzaakt o.a. door onze gebrekkige kennis van de homologierelaties inzake anatomische structuren, m.a.w. over de preciese ontogenese van de diverse weefsels en cellagen ontbreken nog veel gegevens. Om de moeilijkheden enigszins binnen de perken te houden, worden verwante families als de Poaceae en Juncaceae van deze bespreking uitgesloten; voor meer informatie daarover wordt verwezen naar METCALFE (1960), CUTLER (1969), CAROLIN c.s. (1973) en BROWN (1975).

Er is echter nog een tweede oorzaak van verwarring en dubbelzinnigheid, nl. de topografisch-anatomische nomenklatuur die door de meeste auteurs wordt gebruikt (zoals: binnenste, middelste en buitenste schede). Deze termen dekken echter niet steeds dezelfde (t.t.z. homologe) lading bij de diverse genera en soorten, en mogen eigenlijk slechts voor zuiver beschrijvende doeleinden worden gebruikt; bij de drie hoofdtypen worden vaak niet-homologe structuren toch met eenzelfde term aangeduid, waardoor onze reeds bestaande of vermoede kennis van de semofylese over het hoofd wordt gezien. In dit verband wordt ook de term "schede" niet altijd korrekt gebruikt, d.w.z. niet in overeenstemming met de algemeen aanvaarde omschrijving zoals ze bvb. door CAROLIN c.s. (1973: 260-261), BROWN (1975: 396) en CAROLIN c.s. (1977: 413) wordt gegeven. Foutieve interpretaties zijn te vinden bij METCALFE (1971: 553) in een lijstje van taxa met drie vaatbundelscheden, o.a. de Abildgaardieae, maar ten onrechte ook Carpha, Cryptangium en Mapania. Een kritische bespreking hiervan is verderop te vinden bij de resp. genera.



Om de vermelde redenen zou ik hier willen voorstellen om termen te gebruiken die meer rekening houden met de gekende homologierelaties, zoals ze door BROWN (1975: 398) en CAROLIN c.s. (1977: 413, 417) worden uiteengezet en hier kort weergegeven met enige kritische aanvullingen (tabel 4.1).

- 1) Soorten met eucyperoïde anatomie tonen vooral rond de kleine vaatbundels in de bladlamina een aantal gedifferentieerde cellagen (RIKLI 1895: Taf. 19, fig. 2; CHERMEZON 1926a: fig. 3; DRUYTS-VOETS 1970: fig. 1, 12; BROWN 1975: fig. 5; HAINES & LYE 1976: fig. 2B). Van de binnenste schede zijn de cellen sterk verdikt en men kan deze als sklerenchymschede aanduiden; de buitenste is chlorofylloos, parenchymatisch en de cellen zijn niet opvallend axiaal gestrekt, waardoor dit geheel meer doet denken aan min of meer radiaal geschikte chlorenchymcellen: deze laag beschrijven we hier als een hyaliene eerste mesofylschede. Een belangrijk feit dat soms over het hoofd wordt gezien, is de aanwezigheid binnen de sklerenchymschede van een min of meer continue laag xyleem- en floeemparenchymcellen, die soms zelfs chloroplasten van het C3-type bezitten (CAROLIN c.s. 1977: 417); een duidelijke term hiervoor zou kunnen zijn de binnenste parenchymschede.
- 2) Soorten met chlorocyperoïde anatomie vertonen een enigzins gewijzigd patroon van cellagen rond die vaatbundels (RIKLI 1895: Taf. 18, fig. 5-6, Taf. 19, fig. 1, 6, 8; DRUYTS-VOETS 1970: fig. 2, 7, 10-11; RAYNAL 1973: fig. 1A; GOVINDARAJALU & RAYNAL 1976: fig. 2, 3; GOVINDARAJALU 1981: pl. 2). De binnenste laag is opgebouwd uit donkergroene Kranz-cellen, stelt meer dan waarschijnlijk de gemodificeerde binnenste parenchymschede van het eucyperoïde type voor, en kan als binnenste Kranz-parenchymschede worden aangeduid. Daarrond ligt de gewone sklerenchymschede, en nog meer naar buiten een rij radiaal gestrekte chlorenchymcellen, de groene eerste mesofylschede; zelden is nog een tweede rij dergelijke cellen waargenomen (HABERLANDT 1882: 87), en hiervoor stellen we de naam groene tweede mesofylschede voor.
- 3) Soorten met fimbristylidoïde anatomie tenslotte zijn vaker nog iets meer gedifferentieerd dan het vorige type (CHERMEZON 1926b: fig. 2; GOVINDARAJALU 1966: fig. 44, 48; GORDON-GRAY 1971: fig. 6-7; SHARMA & MEHRA 1972: fig. 14; RAYNAL 1973: fig. 1B; BROWN 1975: fig. 7). Rond de reeds beschreven binnenste Kranz-parenchymschede en de sklerenchymschede tonen ze een laag dunne kleurloze cellen, te beschouwen als een hyaliene eerste mesofylschede, en hierrond tenslotte nog een groene tweede mesofylschede.

De voorgestelde interpretatie van deze cellagen steunt enkel op morfologisch-anatomische waarnemingen, en houdt verder rekening met hun onderlinge ligging bij de verschillende types (FIG. 4.1, 4.2 & 4.3).

Als principe heb ik gesteld dat alle lagen bij alle types in min of meer verschillend gedifferentieerde toestand aanwezig moeten zijn, hoewel ze soms moeilijk als dusdanig te herkennen zijn, bvb. de tweede mesofylscheide is slechts bij het derde type konstant goed waarneembaar, bij de andere types zijn deze chlorenchymcellen niet of zeer zelden radiaal gerangschikt, en vallen dus niet als zodanig op; HABERLANDT (1882: 87) heeft niettemin bij "Cyperus pannonicus" 2 rijen "palissadecellen" rond de vaatbundels kunnen aantonen: een zeer interessant argument voor de hier aangenomen hypothese. Ontogenetische bevestiging is natuurlijk gewenst, hoewel de hier geboden verklaring de meest waarschijnlijke, en zelfs de enig mogelijke lijkt. Het ontstaan de novo van cellagen in en om de overal aanwezige sklerenchymschede lijkt me nl. bijzonder moeilijk te verklaren, in elk geval veel moeilijker dan het aannemen van verschillen in differentiatie van reeds aanwezige cellagen.

#### b. Het chlororhynchosporoïde type

-----

Recent is een studie verschenen waarin wordt aangetoond dat tenminste één en misschien meer Rhynchospora-soorten eveneens het Kranz-syndroom zouden vertonen (TAKEDA c.s. 1980). Rhynchospora rubra (Lour.) Makino vertoonde nl. voor alle gebruikte criteria om C3- van C4-planten te onderscheiden telkens de C4-toestand; bij enkele andere geteste soorten lag het aantal positieve aanwijzingen 1-enkele punten lager, en die konden slechts met twijfel als C4-planten worden aangeduid.

Na een kritische analyse van de aangebrachte gegevens kunnen we de auteurs slechts gelijk geven: ook in Rhynchospora is het Kranz-syndroom opgetreden, maar onder een duidelijk andere vorm dan in de Cypereae en Abildgaardieae. Eigenlijk is de anatomische structuur wel gelijkend op die van het eucyperoïde type, in zoverre dat er rond de vaatbundels twee duidelijk schedevormige lagen aanwezig zijn, een binnenste met verdikte, axiaal gestrekte cellen waarin veel chloroplasten, en een buitenste laag met parenchymatische, axiaal gestrekte cellen, waarin eveneens chloroplasten. Daarrond bevindt zich dan een laag min of meer radiaal gerangschikte groene mesofylcellen.

Het gaat hier dus duidelijk om een derde, eveneens onafhankelijk ontstaan type Kranz-anatomie binnen de Cyperaceae, te herkennen aan de twee groene vaatbundelscheden (sklerenchymatisch en parenchymatisch) en een min of meer radiaal gerangschikte laag palissadecellen eromheen. Zeer interessant zou nu zijn om a.h.v. het lijstje in METCALFE (1971: 547) na te gaan of nog meer genera dit derde type zouden kunnen vertonen. Daarin worden nl. een aantal genera opgenomen met duidelijk tot onduidelijk radiaal rond de vaatbundels gerangschikte cellen; wanneer nu die met gekende chlorocyperoïde of fimbristylidoïde anatomie eruit worden gehaald, dan blijven nog een 9-tal genera over, die bijge-

volg als potentiële bezitters van dit derde type Kranz-anatomie mogen worden beschouwd. Er kan nog worden opgemerkt dat dit type goed beantwoordt aan wat bij sommige Panicoideae (Poaceae) is aangetroffen (BROWN 1975: 399). Verder wordt aan de stelling van RAYNAL (1973: pl. 8), dat alle genera met één bepaald type Kranz-anatomie ook nauw met elkaar zijn verwant, door de ontdekking van dit derde type meer waarschijnlijkheid geboden.

Nu is er wel enige kritiek te leveren op het werk van TAKE-DA c.s. (1980). Vooreerst wordt zomaar gesteld dat de binnenste schede met de verdikte cellen de Kranz-schede is, zonder enig argument; er wordt bvb. niets over de structuur van de chloroplasten of hun type vermeld wat m.i. nochtans het beste criterium is ter herkenning van de Kranz-cellen. Dit is evenwel niet zozeer een bezwaar tegen de bevindingen bij R. rubra, aangezien de plant ook in de relatieve C13-isotoopverdelingstest een duidelijke Kranz-toestand liet zien. Bij de andere Rhynchospora-soorten echter is deze nochtans doorslaggevende test niet uitgevoerd, en wordt slechts a.h.v. enige meer fysiologische proeven de Kranz-toestand aangetoond, ondanks het bekende feit dat dit type proeven zeker niet absoluut betrouwbare resultaten opleveren, en sterk door externe milieufactoren kunnen worden beïnvloed. Daarom zou ik ten zeerste willen aandringen op het laten uitvoeren van de hogervermelde C13-test ook bij de andere, vermoede C4-Rhynchospora-soorten; deze proef is quasi volledig betrouwbaar, zeker als die wordt uitgevoerd op in de natuur verzameld materiaal, omdat in zo'n geval gewerkt wordt met in de loop van de groeiperiode geïncorporeerde isotopen, en dit gehalte is dus tijdens de meetprocedure niet door externe factoren te beïnvloeden. Werk aan de winkel!

#### c. Gekorreleerde fysiologische processen?

-----

Tenslotte kan hier nog worden opgemerkt dat ook fysiologisch-biochemische varianten binnen de Hatch & Slack cyclus kunnen worden onderscheiden: bij Poaceae kent men de malaat-, aspartaat 1- en aspartaat 2-cycli, telkens gekorreleerd met een bepaalde anatomische variant van het Kranz-type, en telkens met een beperkt taxonomisch areaal (RENVOIZE & CROSS s.d.: 11). Mij lijkt het niet onwaarschijnlijk dat dergelijke variabiliteit ook in de Cyperaceae zal worden aangetoond, gezien de belangrijke anatomische verschillen die wordt aangetroffen bij de planten met aangetoonde Hatch & Slack cyclus.

Recent is nu ook gebleken dat binnen een taxon dat homogeen Kranz-anatomisch werd geacht (Poaceae-Chloridoideae), een soort is opgedoken die duidelijk een niet-Kranztype anatomie vertoont, tegen alle verwachtingen in (ELLIS 1984). Daarom wil ik hier een lans breken voor een diepgaande en volledige controle van de genera die binnen de Cyperaceae een Kranz-reputatie hebben verworven. Want zoveel is zeker, het ontstaan en verdwijnen (?) van Kranz-anatomietypes blijkt zich anders voor te doen dan meestal werd aangenomen of voorspeld.

## B. Secundaire kenmerken

---

Vooreerst moet worden opgemerkt dat door een tekort aan direkte ervaring met anatomisch werk in de Cyperaceae slechts in geringe mate gebruik is gemaakt van dit soort gegevens. Belangrijke problemen hierbij lijken me 1) het onvoldoende inzicht in de variabiliteit op soortsniveau en nog minder op genusniveau, 2) het moeilijk te herkennen verschil tussen homologieën en analogieën, en 3) de quasi onbestaande kennis van de ontogenetische aspecten. Daarom gaan we volledig akkoord met DICKISON (1975: 590) die stelt dat: "the most reliable application of anatomical information remains in statements of negation of close relationship rather than positive assertions of close affinity". Ook het grote overzichtswerk van METCALFE (1971) is in dit opzicht trouwens met de nodige omzichtigheid te hanteren, vooral door de vaak nog geringe omvang van de steekproef. Van veel genera zijn heel weinig soorten bestudeerd, en vaak ook niet de kritische taxa; het lijkt erop alsof men zich heeft laten leiden door de beschikbaarheid van het materiaal eerder dan door de taxonomische relevantie. Aan de hand van enige konkrete voorbeelden zal dit worden aangetoond.

### Scirpus (METCALFE 1971: 456-485)

Van dit genus, waarvan METCALFE (1971: 469) zelf toegeeft dat het moet worden opgesplitst, zijn op ca. 200 soorten slechts 15 bestudeerd. Bij de bespreking zijn deze niet per sectio (= deelgenus!) gegroepeerd, maar worden alle soorten individueel behandeld, waardoor men door de bomen het bos niet meer ziet. Een dergelijk overzicht zou ook de lacunes hebben aangetoond, want van diverse deelgroepen binnen Scirpus s.l. zijn helemaal geen soorten bestudeerd, zoals sectio Monocephales Van der Veken (= Phylloscirpus), sectio Trichophorum (Pers.) Darl., sectio Nemum (Desv. ex Hamilt.) C.B. Clarke, sectio Desmoschoenus (Hook. f.) Benth., sectio Micranthi C.B. Clarke (= Isolepis, Kyllingiella, Rikliella), sectio Actinoscirpus Ohwi (= Hymenochaeta), en sectio Pseudoschoenus C.B. Clarke.

### Cyperus (METCALFE 1971: 191-223)

Ook hier bestaan sterke vermoedens van heterogeniteit (o.c. 207). En ondanks de beschikbaarheid van een grondige revisie (KÜKENTHAL 1935 & 1936a) met een duidelijke infragenerische indeling, worden ook hier de soorten niet gegroepeerd en is niet gepoogd om een representatieve staalname (d.w.z. een selectie om zoveel mogelijk infragenerische taxa in de studie op te nemen) door te voeren. Daarenboven is nog een Pycreus-soort als

C. mundtii (Nees) Kunth hier tussengeslopen, ondanks de afzonderlijke bespreking van dit laatste genus (o.c.: 410). Rond dezelfde periode is deze lacune opgevuld door het in veel opzichten voorbeeldige werk van DRUYTS-VOETS (1970).

### Steekproefomvang (METCALFE 1971)

Deze is absoluut onvoldoende, vooral bij diverse grotere genera, waarbij niettemin taxonomische besluiten niet uit de weg worden gegaan, zoals bij Dichromena (2 soorten bestudeerd op ca. 60), Eriophorum (2 op 20, zonder Eriophoropsis, noch Erioscirpus), Ficinia (2 op 60), Fimbristylis (5 op 300, maar een behoort tot Bulbostylis en een andere tot Abildgaardia!), Lagenocarpus (1 op 70), Mapania (1 op 80), Tetraria (3 op 50).

Nu deze restricties enigszins zijn omschreven, kunnen we overgaan naar de bespreking van de bedoelde secundaire anatomische kenmerken en hun taxonomische waarde. Zeer bruikbaar hierbij zijn de lijsten van genera, gerangschikt per bijzonder anatomisch kenmerk, opgesteld door METCALFE (1971: 541-560). Een selectie van deze kenmerken wordt hierna behandeld.

#### 1. Beharing

---

Weinig opvallende types zijn waargenomen, en die enkele lijken dan nog over diverse tribus verspreid voor te komen, zonder duidelijke taxonomische binding. Soms zijn ze echter zeldzaam en kenmerkend voor enkele (verwante) genera, met dan wel een bepaalde taxonomische waarde, zoals bvb. de gegroepede aangedrukt-opgerichte haren van Afrotrilepis en Trilepis. De beharing lijkt dus weinig bruikbare kenmerken op te leveren, niet op genusniveau, zeker niet op tribusniveau.

#### 2. Stomata

---

Twee opvallende variaties moeten hier worden vermeld. Vooreerst is er het voorkomen van tetracytische stomata bij heel wat Mapanioideae, maar ook bij enkele Schoeneae, Trilepideae en Cryptangieae (o.c.: 52). Dit is enigszins merkwaardig, vermits dit type gewoonlijk als meer geëvolueerd wordt beschouwd dan het paracytische type, dat bij Cyperaceae algemeen voorkomt. Het optreden bij de "primitieve" Mapanioideae moeten we dus zien als een specialisatie, wat ten andere min of meer wordt bevestigd door het verspreide voorkomen in 3 andere tri-

bus. Voor meer zekerheid i.v.m. deze interpretatie is een ontogenetische studie van de stomata een absolute vereiste. Ten tweede, opnieuw bij bepaalde Hypolytreae bevinden de stomata zich niet op longitudinale rijtjes, maar eerder onregelmatig verspreid over de epidermis. Dit kan wijzen op de bijzondere positie van deze ook in andere opzichten merkwaardige tribus. Interessant om te noteren is het feit dat dit verspreide, wellicht oorspronkelijke type stomata niet is gesignaleerd bij de Chrysitricheae, de meer gespecialiseerde tribus binnen de Mapanioideae.

### 3. Siliciumafzettingen in de epidermis

---

Heel wat interessante types (d.w.z. met een min of meer beperkt taxonomisch areaal) zijn door METCALFE (1971: 543-545) waargenomen. De waarde van deze observaties wordt evenwel gerealiseerd door de aanwezigheid bij Scleria van zo ongeveer alle types die binnen de Cyperaceae tot ontwikkeling zijn gekomen, en zelfs meerdere types binnen eenzelfde Scleria-soort (o.c.: 504). Niettemin kan ik hier toch enkele merkwaardige waarnemingen aanhalen:

- afzettingen wigvormig: bij Scirpodendron en Thoracostachyum (Hypolytreae), maar ook bij Ptilanthelium (Schoeneae);
- afzettingen in korte cellen: bij Epischoenus en Mesomelanea (Schoeneae);
- afzettingen brugvormig: bij Mapania en Thoracostachyum (Hypolytreae);
- afzettingen afwezig (of nog niet waargenomen): bij Chorizandra, Exocarya, Hypolytrum, Lepironia, Mapaniopsis (Mapanioideae), maar ook bij Evandra en onzeker bij Neesenbeckia (Schoeneae);
- afzettingen (hemi)sferisch en gestekeld: bij Diplacrum en Scleria (Sclerioideae), maar ook bij enkele Rhynchospora-soorten (Rhynchosporae);
- afzettingen (hemi)sferisch en wrattig: bij Acriulus, Becquerelia, Bisboeckelera, Scleria (Sclerioideae), maar onduidelijk ook bij Capitularina (Hypolytreae);
- en wat dan te denken van het type met fijn verdeelde partikels, aangetroffen bij sommige Arthrostylideae, Schoeneae, Hypolytreae, Fuireneae, Rhynchosporae, Sclerieae? Dit levert een bont allegaartje, waaruit we kunnen besluiten, ofwel dat dit type zelf heterogeen is en in meer verfijnde subtypes moet worden opgesplitst, ofwel dat dit kenmerk geen taxonomische waarde bezit inzake affiniteitsbepaling tussen tribus of genera, noch in de afgrenzing van tribus en genera.



#### 4. Bladomtrek

---

Wellicht gestimuleerd door gelijklopende resultaten uit de waarnemingen van andere kenmerken (tetracytische stomata, bijzondere siliciumafzettingen), heeft METCALFE (1969: 787) even de mogelijkheid geopperd dat het isobilaterale (incl. cilindrische) bladtype binnen de Cyperaceae eenmalig zou zijn ontstaan, waarmee hij expliciet een monofyletische oorsprong suggereert voor alle taxa met dergelijke bladeren. En inderdaad, net zoals bij de hoger vermelde kenmerken gaat het om bepaalde taxa uit de Mapanioideae en Schoeneae, twee groepen groepen die METCALFE (l.c.) graag dichterbijeen zou willen brengen. Deze stelling is m.i. niet houdbaar, het gaat veeleer om een konvergentie, mede veroorzaakt door het aannemen van de juncoïde habitus, bij bepaalde soorten uit deze groepen, maar ook bij bvb. Lipocarpa robinsonii J. Raynal en Pycnus melanacme Nelmes (Cyperaceae). Blijkbaar is deze tendens enkele keren onafhankelijk ontstaan bij en wellicht ook binnen diverse tribus, en kan ze dus slechts worden gebruikt om affiniteiten ten hoogste binnen een tribus te bevestigen.

#### 5. Bouw van de chlorenchymcellen

---

Door METCALFE (1971) is relatief weinig aandacht besteed aan deze problematiek, naar mijn vermoeden omdat overlangse doorsneden doorheen de bladlamina van de bestudeerde planten eerder zelden zijn uitgevoerd (althans niet besproken en niet afgebeeld). Nu blijkt dat in bepaalde genera axiaal verlengde chlorenchymcellen in de bladlamina worden aangetroffen, die in sommige gevallen moniliform ingesnoerd zijn. Slechts bij Gahnia en Cyathochaeta (niet duidelijk) zou de laatste toestand zijn aangetroffen, en de eerste bij Costularia, Tetraria, Tricostularia en Morelotia (o.c.: 548). In een andere systematisch anatomische studie (PFEIFFER 1927a) daarentegen zijn moniliforme cellen bij veel meer genera waargenomen: naast de twee reeds vermelde ook bij Gymnoschoenus, Cladium, Machaerina, Baumea, Evantra, Lepidosperma, Reedia, dus doorheen de hele tribus Schoeneae, maar niet in de Rhynchosporaeae, noch in de Arthrostylideae. Dit lijkt dus een heel interessant kenmerkareaal op te leveren, maar twee bedenkingen moeten dit optimisme temperen, 1) dit celtype wordt ook vermeld bij Schoenoplectus (o.c.:124) en eerder onduidelijk ook bij Fuirena (o.c.: 126), en 2) PFEIFFER's werk lijkt me niet volledig betrouwbaar, door de vaak onduidelijke beschrijvingen, het niet of zelden aangeven van bestudeerde soorten en specimens, de vreemde beschrijving van de chlorocype-roïde vaatbundelscheden, en de minder goede faam die deze auteur in het algemeen geniet.

## 6. Luchtholten in blad en stengel

---

Over deze luchtholten in het blad schrijft METCALFE (1971: 22): "air-cavities are of diagnostic value at the species level". Bij de luchtholten in de stengel worden evenmin taxonomische konklusies getrokken uit de waargenomen variabiliteit. Verder in het werk krijgen we lijsten van genera, gegroepeerd per type luchtholte (o.c.: 548-550, 554-556). Daaruit blijkt m.i. evenwel dat dit kenmerk in tenminste enkele gevallen op generisch en zelfs op tribusniveau differentiërend kan werken. Enige voorbeelden zullen ter staving worden aangehaald! Grote holten in de bladlamina vinden we bij Becquerelia, Bisboeckelera, Calyptracarya, en Diplacrum, maar niet bij Scleria noch bij Acriulus, waardoor het onderscheid Bisboeckelerae-Scleriae wordt bevestigd. Carpha (en ook Asterochaete!) bezit eveneens grote luchtholten, Trianoptiles helemaal geen, hier wordt een generisch onderscheid versterkt. De Cariceae zijn in dit opzicht homogeen, net als de Dulichieae.

Bij de stengelholten heb ik de indruk dat een te grove indeling is gebruikt, vooral wanneer we deze behandeling vergelijken met die van BERTON (1977) i.v.m. het genus Scirpus s.l., waarbij wordt aangetoond dat a.h.v. de relatieve ligging van luchtholten en vaatbundels elk van de deelgenera Baeothryon, Eleocharis, Scirpus s.s., Scirpoides, Blysmus, Schoenoplectus, Isolepis, Eleogiton op eenvoudige wijze kan worden herkend. Als een kritische nota moet hierbij worden vermeld dat de steekproefomvang van BERTON kleiner was en daarenboven beperkt tot de Westeuropese vertegenwoordigers. Niettemin lijkt me verder onderzoek hieromtrent wenselijk, en een meer intense samenwerking tussen anatomen en taxonomen is vereist om tot meer bruikbare resultaten te komen.

## 5. ANDERE GEGEVENS

---

### Inleiding

---

Als ideale werkschema's met groot heuristisch belang kunnen we ons de overzichten stellen, zoals die door DAHLGREN & CLIFFORD (1982) geproduceerd werden voor de Monocotylen op familieniveau, waarbij voor meer dan 100 kenmerken de waargenomen toestanden en hun resp. verspreiding onder de vorm van een ingetekend bellendiagram is weergegeven. Dit soort werk is nu nog niet uitvoerbaar op generisch niveau, omdat nog te weinig gegevens over te weinig genera beschikbaar zijn, in tegenstelling tot het familieniveau, waar voor elke familie meestal wel 1 of meer genera in diverse opzichten en goed zijn bestudeerd.

Niettemin is toch een poging ondernomen om de kenmerken van de Cyperaceae-genera op deze wijze voor te stellen, en waarvan de resultaten te keuren zijn in deel 7C. Een belangrijk probleem bij dergelijke voorstellingswijzen wordt gevormd door de relatief talrijke parallellismen en (minder talrijke) evolutieve omkeringen, waarvan we bij deze familie getuigen zijn. Ofwel werken we met meer verfijnde aanduidingen op het diagram maar dan verliezen we het overzicht, ofwel wordt de werkelijke situatie vereenvoudigd weergegeven maar dan gaat de diskriminerende kracht verloren. Het blijkt dat slechts weinig kenmerken zich goed lenen voor een dergelijke wijze van voorstellen. Deze heb ik gekozen uit de drie domeinen die ik meer in detail heb bestudeerd en waarvan een persoonlijk waardeoordeel kan worden uitgesproken.

In dit deel komen enige andere onderzoeksterreinen aan bod, waar ik zelf niet veel mee te maken had, en waarbij ik geen evaluatie kan uitvoeren, of die een eerder geringe bijdrage leveren aan de generische en supragenerische systematiek, of waarvan de studie zich over een nog onvoldoende aantal genera uitstrekt. Niettemin zijn deze gegevens frekwent gebruikt om bij diverse taxa geopperde affiniteitshypothesen te bevestigen of te ontkrachten.

### A. Karyologie

---

Zeer kenmerkend voor de meeste (!) Cyperaceae-genera is het frekwent optreden bij hun soorten van **aneuploidie**, gekoppeld aan een opvallende morfologische heterogeniteit van de chromosomen. Dit verschijnsel is al een hele tijd bekend (HÅKANSSON 1928: 291; HICKS 1928: 313; HEILBORN 1939: 239), maar kon eerst niet afdoende worden verklaard. Pas nadat TANAKA (1939), HÅKANSSON (1954 & 1958) en SHARMA & BAL (1956: 17) bij Schoenoplectus en Eleocharis **polycentrische** (ook wel: "diffuse", of "holocentrische") centromeren hadden aangetoond, lag de verklaring voor de hand: fragmentatie van de chromosomen maar met behoud van een volkomen meiotische deling zorgt voor de ongewone variabiliteit in het chromosomenaantal (RAVEN 1975: 750).

Hieruit zijn natuurlijk enige belangrijke konklusies te trekken. Vooreerst wordt hier een sterk argument geboden voor de nauwe banden met de Juncaceae, die dit anders unieke verschijnsel met de Cyperaceae delen. Ten tweede kunnen we algemeen stellen dat, gezien het mogelijke basisgetal  $n=5$  (RAVEN 1975: 750), soorten die dit getal of veelvouden ervan als chromosoomgetal bezitten, als eerder oorspronkelijk -in dit opzicht- kunnen worden beschouwd. Ten derde volgt hieruit dat het aantal chromosomen binnen de genera met aneuploïde soorten op zich eigenlijk weinig betekenis heeft, en dat eigenlijk karyogrammen moeten worden gebruikt om afleidingsreeksen te kunnen opstellen. Dit is al een eerste beperking die we in gedachten moeten houden bij het evalueren van taxonomische affiniteiten aan de hand van deze gegevens, maar verder is ook de betrouwbaarheid van veel gepubliceerde aantallen niet altijd even groot, vooral wanneer permanente preparaten en/of referentiemateriaal ontbreken.

Verschillende pogingen zijn al ondernomen om overzichten te maken van de reeds gepubliceerde gegevens, i.c. chromosoomgetallen (SHARMA & BAL 1956: 10; RATH & PATNAIK 1974: 344 & 1978: 646-647; HAINES & LYE 1983: 25). Zelf heb ik uit een groot aantal indexen de voor Cyperaceae gepubliceerde getallen bijeengebracht (AKADEMIA NAUK SSSR 1974; CAVE 1958a, 1958b, 1959a, 1959b, 1960, 1961, 1962, 1963, 1964, 1965; DARLINGTON & JANAKI AMMAL 1945; DARLINGTON & WYLIE 1955; GOLDBLATT 1981; LÖVE & LÖVE 1975; MOORE 1970, 1971, 1972, 1973, 1974, 1977, 1982; ORNDUFF 1967, 1968, 1969). Uit deze verzamelde gegevens blijken reeds heel wat interessante zaken.

Vooreerst zijn er de grote lacunes in de survey: uit de Mapanioideae is geen enkele soort bestudeerd, uit de Sclerioideae een enkele Scleria, uit de Arthrostylideae geen, uit de Rhynchosporae enkele Rhynchospora-soorten, uit de Schoeneae slechts 1 of enkele soorten van de genera Cladium, Gahnia, Ma-

chaerina, Oreobolus en Schoenus. Beter bestudeerd zijn de Scirpeae, Fuireneae, Eleocharideae, Abildgaardieae, Ficinieae, Dulichieae en Cariceae. Dit onderscheid is wellicht te verklaren doordat we in de laatste groep vooral overvloedig bloeiende en vruchtzettende soorten vinden: jonge antheren en kiemplantworteltjes zijn eenvoudig te verzamelen. Daarenboven behoren veel soorten uit deze groep tot de meer algemene planten, in antropogeen beïnvloede gebieden. We kunnen dus nu meer concreet voor deze groepen enkele gegevens analyseren, hoewel we de aangestipte reserves indachtig moeten blijven.

Van de Scirpeae zijn Scirpus, Eriophorum en Baeothryon min of meer bekend. Eriophorum is homogeen met  $2n=58-60(62)$ ; ook bij Eriophoropsis en Erioscirpus is dit aantal vastgesteld. Maar E. japonicum Maxim. (= Scirpus maximowiczii C.B. Clarke) heeft  $2n=64$ , een duidelijk aberrant aantal voor dit genus; deze soort wordt trouwens vaak als een overgang naar Scirpus beschouwd. Dit genus Scirpus s.s. is meer variabel, met  $2n=$  o.a.  $(50-)(58-)(68)$ ; blijkbaar moeten hier karyogrammen worden gebruikt om wat zinnigs over de relaties te kunnen vertellen. Voor Baeothryon is herhaaldelijk  $2n=78, 104$  gesignaleerd, maar B. alpinum (L.) Egorova (= Eriophorum alpinum L.!) bezit  $2n=58$ , waardoor deze soort inderdaad bij Eriophorum aansluit. De generische grenzen zijn hier ook makromorfologisch niet zeer duidelijk...

Bij de Fuireneae is de situatie iets minder duidelijk. Fuirena vertoont  $2n=36, 38$ . Bij Schoenoplectus is  $2n=42$  dominerend, maar tal van andere aantallen zijn vermeld, gaande van 20 tot 128. Voor Bolboschoenus tenslotte is variabiliteit troef (zoals trouwens ook makromorfologisch!), met  $2n=40-110$ .

Van de Eleocharideae is alleen Eleocharis bestudeerd, en wel vrij uitvoerig. De meeste soorten bezitten een haploïd getal = 5 of 10. Als notoire uitzondering noteren we o.a. de soorten uit het E. palustris (L.) Roem. & Schult.-complex, waar n varieert tussen 8 en 44: daar is iets aan de hand, wat wijst op een aktieve hybridisatie en vorming van zwermen tussen verschillende oudervormen in.

Vrij goed gelijkend op het vorige tribus zijn de Abildgaardieae, waarvan Fimbristylis, Abildgaardia en Bulbostylis  $n=5$  of 10 vertonen. Bij Bulbostylis is evenwel vrij veel variabiliteit bekend, en bij Fimbristylis wordt het polymorfe F. cymosa R.Br.-complex gekenmerkt door afwijkende aantallen,  $2n=28, 48$ . Niettegenstaande Fimbristylis en Abildgaardia hetzelfde aantal chromosomen bezitten, is hun beider karyotype sterk verschillend (SHARMA & BAL 1956: 18), wat hun zelfstandigheid als genus kan bevestigen.

Van de Ficinieae zijn Ficinia en Desmoschoenus totaal onbekend, Eleogiton zou  $2n=60$  vertonen, bij Isolepis is  $2n=26-60$  gesignaleerd: te weinig gegevens voor een verdere interpretatie.

Bij de Cypereae is de situatie vrij verward, door de frequente aneuploidie in de grotere genera als Cyperus, Kyllinga, Pycnus, Mariscus, die alle als basisgetal  $x=6$  blijken te bezitten, in verschillende ploïdiegraden. Ook Anosporum, Sorostachys, Juncellus en Monandrus voegen zich in dit patroon. Daartegenover zijn enkele afgesplitste genera opvallend: Courtoisina met  $2n=10,40$ , Ascopholis met  $2n=80$ , Queenslandiella met  $2n=112$ . De meer oorspronkelijke Scirpoides lijkt  $x=7$  te vertonen, met  $2n=42,84,164$ . Lipocarpa tenslotte is wat meer onregelmatig met  $2n=26-58$ , in tegenstelling tot het hier in haar synonymie gestelde Rikliella met  $2n=40$ .

De Dulichieae geven weinig opvallende resultaten met voor Dulichium  $2n=32$  en Blysmus  $2n=40,44,80$ .

Bij de Cariceae tenslotte is een zaak meteen opvallend, het zeer homogene Uncinia met  $2n=88$  (zelden 94 of 96); wellicht niet toevallig zijn deze soorten ook morfologisch zeer uniform. Bij Kobresia is  $2n=58$  en bij Carex  $2n=52,54,56$  min of meer dominerend, maar talrijke afwijkende aantallen zijn genoteerd, van resp. 52-80 en 18-112.

Besluitend kan worden gesteld dat alhoewel reeds interessante deelresultaten zijn bereikt, toch nog belangrijke inspanningen moeten worden geleverd vooraleer we een algemeen beeld van de Cyperaceae-chromosomenpatronen zullen verkrijgen. De frequente aneuploidie maakt deze problematiek alleen problematischer...

## B. Parasitologie

---

Voor het hier behandelde kapittel, waarbij a.h.v. duidelijke fylogenetische relaties tussen diverse permanente parasieten een en ander wordt afgeleid over de relaties tussen de gastheren, wordt gebruik gemaakt van de bekende regel van Fahrenholz. Bij HENNIG (1979: 107-113) wordt de oorsprong en de betekenis van dit begrip weergegeven, met een aantal konkrete toepassingen en de erbij horende problemen. Het komt hierop neer dat het voorkomen van nauw verwante parasieten bij twee of meer verschillende gastheren (vaak!) een sterke indicatie betekent voor een nauwe verwantschap tussen die twee of meer gastheren. In de volgende hoofdstukken komen nog geregeld parasitologische argumenten terug ter staving van verwantschappen; hier zullen we pogen om de voor Cyperaceae belangrijkste deelresultaten bijeen te brengen.

Voorzichtigheid blijft altijd geboden, want deze regel van Fahrenholz is in wezen een geïdealiseerde voorstelling, die in de realiteit niet altijd geldig is. Zo kunnen ekologische factoren een belangrijke rol spelen in de verspreiding en het voorkomen van parasitaire organismen. Een mooi voorbeeld wordt gegeven door KUKKONEN & TIMONEN (1979: 169): de drie nauw verwante genera Doassansia, Burrillia en Tracya (Ustilaginales) komen voor op waterplanten behorende tot meer dan 30 verschillende en zeer uiteenlopende families! Daarenboven zijn de generische grenzen en de taxonomische affiniteiten van de parasieten zelf in veel gevallen even slecht of nog slechter begrepen dan die van hun gastheren, bijgevolg: "the use of smut fungus records as taxonomic indicators in arranging the system of their hosts is still in its infancy" (KUKKONEN & TIMONEN 1979: 166).

Als eerste vaststelling zien we dat de affiniteiten tussen Cyperaceae en Juncaceae duidelijk worden bevestigd. Entorrhiza (Ustilaginales) vormt gallen op de wortels van planten uit beide families (FINERAN 1980). Cintractia (Ustilaginales) isesignaleerd bij Luzula, Juncus en diverse Cyperoideae, maar niet bij de Caricoideae, waarbij het uit het vorige genus afgesplitste Anthracoidea een exclusieve parasiet betekent (met 1 uitzondering: zie verder p. 114) (SAVILE 1979: 486). Ook Puccinia en Uromyces (Uredinales) worden beide op Juncus, Luzula en Carex (!) aangetroffen (SAVILE 1979: t. 15).

Op het niveau van subfamilie zijn bij roest- en brandzwammen algemene tendenzen waar te nemen, die bevestigen wat we al dachten, dat de Cyperoideae de meer oorspronkelijke situatie voorstellen, en de Caricoideae de meer geëvolueerde (SAVILE 1979: 484, 486). Het duidelijkst wordt dit geïllustreerd door de Ustilaginales-genera Cintractia (primitief) en Anthracoidea

(geëvolueerd): Cintractia is algemeen verspreid op Cyperoideae maar afwezig bij de Caricoideae; Anthracoidea is alleen bij de Caricoideae aangetroffen, en dan nog slechts bij de meer gespecialiseerde taxa ervan, nl. Carex subgenus Vignea en subgenus Primocarex, bij Uncinia en bij enkele meer gespecialiseerde Kobresiae, niet bij Schoenoxiphium, noch bij Carex subgenus Indocarex of subgenus Carex (KUKKONEN & TIMONEN 1979: 171).

Slechts een enkele (in het genus afwijkende) Anthracoidea-soort, A. scirpi (Kühn) Kukk. is bekend als een exclusieve parasiet van Baeothryon cespitosum (L.) A. Dietr. Dat het hier niet gaat om een toevallige of recente overstap van een Carex-bewonende roest is afdoende aangetoond door KUKKONEN (1964). Nochtans kan de mogelijkheid van een oude overstap niet worden uitgesloten, omdat 1) binnen de Scirpeae Baeothryon een in veel opzichten gespecialiseerd genus voorstelt, wat ten andere door de parasiterende roesten wordt bevestigd (SAVILE 1979: 482-483), en omdat 2) bij bvb. Puccinia wel degelijk gelijkaardige overstapjes zijn bekend (SAVILE 1979: 484). De verklaringen die KUKKONEN & TIMONEN (1979: 173-175) pogen te konstrueren om de overgang van een Baeothryon-bloemgestel naar dat van een caricoïde plant aannemelijk te maken, zijn absoluut niet overtuigend. Aan een zeer belangrijk structureel verschil wordt voorbijgegaan, nl. de vrouwelijke bloemetjes bij de Cariceae worden geaxilleerd door het profyl van een lateraal (in principe tweeslachtig) aartje, en dit patroon ontbreekt ten enenmale bij Baeothryon. De afleiding van Carex uit Baeothryon lijkt mij dus onmogelijk, bedoelde auteurs hebben zich m.i. laten (ver)leiden door oppervlakkige gelijkenissen en een niet-fahrenholziaans geval van parasitisme.

Tenslotte volgen nog een aantal gegevens over mogelijke generische relaties binnen de Cyperoideae, die door de beschikbare parasitologische gegevens worden gesuggereerd.

Binnen de Scirpeae lijkt Scirpus s.s. meer primitief, en dit genus heeft wellicht aanleiding gegeven aan Eriophorum en als zijtak op deze lijn Baeothryon. Eriophoropsis lijkt binnen het Eriophorum-complex een eerder primitief taxon. Scirpus en Trichophorum worden door p.p. dezelfde roesten aangetast, ook zo Eriophorum en Eriophoropsis, en beide groepen hebben er ook nog enkele gemeenschappelijk. Baeothryon (incl. B. alpinum (L.) Egorova) echter bezit een volledig verschillende parasietenflora, en bevindt zich duidelijk een evolutief trapje hoger (SAVILE 1972: 2595, t.1).

Na deze genera met noordelijke verspreiding, die door de talrijke specialisten ter plaatse goed zijn bestudeerd, komen er nu nog enkele disperse gegevens over enige andere cyperoiden. De dichte banden tussen Eleocharis en Fimbristylis worden hier bevestigd (SAVILE 1972: 2595). Bolboschoenus en Schoenoplectus worden beide geparasiteerd door Uromyces (primitief),



Schoenoplectus daarenboven ook nog door verschillende Puccinia-soorten (gespecialiseerd), wat opnieuw de huidige inzichten i.v.m. deze Fuirenae-genera bevestigt. Iets meer algemeen kan worden gesteld dat parasitologisch blijkt dat Cyperus meer oorspronkelijk is dan Cladium, en dit genus meer oorspronkelijk dan Rhynchospora. Dulichium biedt problemen door het heterobathmisch karakter van de parasiterende soorten (SAVILE 1979: 483, t. 14). Cintractia-soorten parasiteren o.a. op Rhynchospora en Scleria. Deze resp. parasieten werden meestal slecht begrepen, en pas vrij recent is komen vast te staan dat beide groepen door hun sporewandversiering duidelijk zijn te onderscheiden (KUKKONEN & GJAERUM 1977: 89). Bij de Bisboeckelereae zijn geen gevallen van Cintractia-parasitisme bekend. Bij de Cariceae en meer bepaald bij Carex zijn veel parasitologische gegevens bekend, maar door mijn onvoldoende kennis van de infragenerische relaties binnen dit reuzegenus kan ik me hier niet uitspreken over de relevantie van al deze gegevens. Voor meer details en een bespreking wordt de lezer verwezen naar NANNFELDT (1979).

Uit al deze waarnemingen blijkt dus duidelijk dat hier nog een grotendeels onontgonnen maar potentieel zeer vruchtbaar studiegebied ligt om tot een beter begrip van de taxonomische relaties binnen de Cyperaceae te komen, op het niveau van subfamilie, van tribus, van genus, zowel als binnen de diverse genera.

### C. Palynologie

---

Sinds de ontdekking van de bijzondere pollenontogenese bij o.a. Eleocharis (PIECH 1928) is veel aandacht uitgegaan naar dit merkwaardige fenomeen en de evidente gelijkenissen met de Juncaceae. De wand van de pollenkorrelmoedercel gaat de exine vormen, en daarbinnen gaan 3 van de 4 kernen van de tetradedeling degenereren, vandaar de gebruikte term: pseudomonade (ook wel: kryptotetrade). De morfologische variabiliteit binnen de familie is daarentegen nog zeer onvoldoende bekend.

Een vaak terugkerend punt is het meestal aanvaarde duidelijke verschil tussen het pollen van de Mapanioideae en dat van de rest van de familie. Het eerste ("Mapania-type") is monoaperturaat en (sub)sferisch en lijkt daardoor sprekend op dat van Poaceae en Restionaceae; de kryptotetradevorming is ten andere hier nog niet duidelijk aangetoond. Het tweede ("Carex-type") zou pauci- tot multiaperturaat zijn, eerder prismatisch met 4 of meer facetten (MULLER 1974: 449; HAINES & LYE 1983: 20-21, fig. 15; DAHLGREN & CLIFFORD 1982: 162, diagram 50). Dit is een oververeenvoudiging, zoals mooi wordt aangetoond a.h.v. de figuren en beschrijvingen in ERDTMAN 1966: 141-142, fig. 78). Deze extremen zijn inderdaad aangetroffen, maar waar moeten we dan Chrysitrix klasseren met de prismatische vorm van het ene type en de enige opening van het andere, of Calyptrocarya met de sferische vorm van het ene en de 4 openingen van het andere type?

Nog veel te weinig systematische gegevens zijn hieromtrent bekend, en bepaalde auteurs hebben zich bij de interpretatie van deze schaarse feiten laten leiden door hun taxonomische opvattingen (om deze te laten bevestigen). KOYAMA (1956: 60) heeft gemeend een verschil op te merken tussen Cladium s.s. (1-6-aperturaat) en Machaerina s.l. (polyforaat), gebaseerd op enkele niet gepubliceerde waarnemingen van IKUSE bij 3 Japanse soorten. Enige tijd later wordt gepoogd om een nogal gekunstelde subfamilie Mapanioideae s.l. (= Mapanioideae s.s. + Sclerioideae) palynologisch te doen verschillen van de andere subfamilies (KOYAMA 1969b: 219-220). Ook hier worden niet gepubliceerde resultaten van TSUKADA & KOYAMA gebruikt. Beter gefundeerd en ook met voorzichtiger formulering van een aantal mogelijke besluiten is het werk van VORSTER (1978: 42-43, 355-356). Daaruit blijkt dat wat de Zuidafrikaanse soorten betreft, verschillen zijn op te merken tussen Mariscus (3-6 laterale facetten), Courtoisina (4), Monandrus (4) en Alinula (3), waarbij deze laatste drie genera als -in dit opzicht- hoger geëvolueerd dan Mariscus worden beschouwd.

Als onvermijdelijke konklusie kan ik niets anders formuleren dan 1) een vaststelling van de noodzaak aan doorgedreven systematische studie van de palynologie voor deze familie, en 2) zolang deze gegevens niet beschikbaar zijn, een grote voorzichtigheid bij de interpretatie van de reeds gepubliceerde analyses.

## D. Kiemplant

---

Bij de Poaceae worden kenmerken van dit levensstadium reeds een geruime tijd nuttig aangewend bij het onderscheiden van tribus, waarbij zelfs een kwantifikatie werd voorgesteld (PRAT 1936: 189; AUQUIER 1963: 13-15, fig. 3). Een verfijning is aangebracht door HOSHIKAWA (1968), die een tweeletter-formule voorstelde, gebaseerd op de plaats van ontstaan van de wortels en de relatieve afmetingen ervan, waardoor een groot aantal types, elk min of meer kenmerkend voor een (aantal) tribus (illustraties bij JACQUES-FELIX 1962: 8, fig. 5).

De kans bestaat dat een uitgebreide studie van de Cyperaceae-kiemplanten eveneens bruikbare resultaten zal leveren, wanneer we de disperse waarnemingen en figuren hieromtrent bijeenbrengen: DIDRICHSEN (1894: fig. 2B, Eriophorum, fig. 4B, Schoenoplectus & 1897: fig. 6-7, Cladium, fig. 8, Eleocharis), HOLM (1897c: fig. 1-1b, Fuirena), SCHNEIDER (1932: fig. 23-36, Carex, 31-36, Kyllinga, 37-40, Fimbristylis, 41, Cyperus), WALTERS (1950: fig. 3-7, Eleocharis), SHAH (1962: fig. 7-11, Carex), LOROUGNON & RAYNAL (1968: pl. 2, Mapania), LOROUGNON (1969: pl. 1, Cyperus). Hieruit blijkt een zekere variabiliteit, waarvan we de meest opvallende punten gaan resumeren.

Vooreerst stellen we vast dat de as primaire wortel-plumula loodrecht staat op het zuigorgaan ("kotyl"), behalve bij de Mapania-kiemplant! Daar bevindt zich de plumula in het verlengde van het vruchtje, met het zuigorgaan ingesloten; lateraal, dus loodrecht op deze as, treden eerst een en later een tweede wortel te voorschijn; uit de figuren blijkt niet duidelijk of het al dan niet om een primaire wortel gaat. Verder blijkt ook dat de wortel zich bij Carex snel gaat strekken, vóór het verschijnen van het eerste blaadje uit het koleoptiel. Bij de andere genera lijkt deze wortel geremd en strekken koleoptiel en eerste blaadje zich sneller. Vanzelfsprekend moeten deze waarnemingen bevestigd worden, bij veel meer genera en soorten dan tot nu toe het geval is, maar een interessant studiegebied lijkt zich toch aan te melden.

### E. Fossielen

---

Zoals min of meer te verwachten valt van deze familie met zijn vrijwel exclusief kruidachtige vertegenwoordigers zonder makromorfologische harde delen, zijn ons weinig of geen oude fossiele gegevens bekend. Eocene, pliocene en pleistocene vondsten zijn vermeld (BECKER 1962; THOMASSON 1976; ZIMMERMANN 1959: 644). Bekend is daarbij vooral de aanwezigheid in Centraal-Europa van een uitgestorven Dulichium-soort, D. vespiforme Truchanow. (JUNG 1975: 321). De talrijke studies van kwartaire mikro- en makroresten van Cyperaceae zijn vaak zeer interessant vanuit floristisch standpunt, maar dragen geen nieuwe elementen aan voor onze taxonomische evaluatie van de genera.

## F. Chemotaxonomie

---

Relatief weinig gegevens zijn bekend over relatief weinig produkten, en dan nog meestal uit een gering aantal genera.

Uit HEGNAUER (1963: 124-133) weten we dat kiezelzuren algemeen voorkomen (en de voor deze familie zeer kenmerkende kegelvormige afzettingen in de epidermis vormen); leucoanthocyanen worden meer dispers aangetroffen; er is een tendens tot vorming van eterische oliën: vnl. in de basisdelen worden sesquiterpenen geproduceerd; zetmeel is de meest frekwent aangetroffen reservestof.

CLIFFORD & HARBORNE (1969: 125) bestudeerden 18 soorten uit 15 genera, en als besluit stellen ze dat: "in predominantly wind-pollinated families, no correlation between pigment systems and taxonomic groups can be expected".

Een groep van flavonoïden die in doorvallend U.V.-licht diep purper oplicht is gedetailleerd bestudeerd door KUKKONEN (1971) op 161 specimens, die ongeveer evenveel soorten voorstellen uit ca. 70 genera uit alle tribus. De resultaten zijn voorgesteld per tribus, en dit is enigszins informatieverhelend door de gebruikte zeer ruime tribusopvatting. Daar zijn niettemin enkele aardige resultaten uit te halen, zoals de bepaalde homogeniteit van de rhynchosporoïde groep, en de opvallende homogeniteit van de Cariceae waardoor de makromorfologische waarnemingen worden bevestigd. In elke groep zijn evenwel opvallende uitzonderingen te noteren en de toegepaste techniek is wellicht niet verfijnd genoeg om deze zaak op te lossen. Het lijkt me daarom ook wat overdreven om zoals KUKKONEN (1971: 633) nu al te gewagen van een "additional, powerful tool in the search for taxonomic affinities within the family Cyperaceae".

Tenslotte dient hier ook vermeld de zeer belangrijke resultaten bekomen door LERMAN & RAYNAL (1972) uit hun radiochemische analyses van Cyperaceae. Aangezien bepaalde types van Kranz-anatomie bij enige Cyperaceae-genera warenesignaleerd, kon ook een afwijkende koolstofisotopenverdeling bij deze genera worden verwacht. Deze voorspelbare feiten zijn op een overtuigende wijze bevestigd door de vermelde studie, met aanduiding van de absolute scheiding tussen de eucyperoïde en de chlorocycperoïde planten (Cypereae p.p., Abildgaardieae, Rhynchosporae p.p.).

Besluitend kan worden gesteld dat het C4-fotosynthesepatroon twee tribus goed karakteriseert, maar dat de andere biochemische gegevens minder duidelijke resultaten geven, voor een deel te verklaren door de onvoldoende staalname, voor een ander deel door het gebruik van een te grove analysetechniek.

### G. Fytogeografie

---

Gegevens van dit type worden meestal gebruikt ter bevestiging van door andere feiten gestaafde hypothesen: op zich kunnen ze moeilijk dienen om relaties te herkennen; slechts wanneer bepaalde affiniteiten worden vermoed, kan de fytogeografie bepaalde mogelijkheden meer en andere minder waarschijnlijk maken. In andere gevallen zijn enige gedachten te formuleren over de ouderdom van sommige groepen: "age and area". Een algemeen geldende regel is moeilijk te formuleren, vooral ook door de soms verbazend disjunkte arealen van duidelijk homogene taxa, vandaar dat pragmatisme hier weer troef is. Volgen nu een aantal konkrete gevallen, waarin de waarde van het fytogeografisch argument wordt verduidelijkt.

In tegenstelling tot wat men zou vermoeden uit DAHLGREN & CLIFFORD (1982: 249) vallen op subfamilieniveau enige interessante fenomenen al snel op. De Caricoideae bezitten als enige een duidelijk holarctisch overwicht aan soorten en variabiliteit, in de zuidelijke hemisfeer is het soortenaantal beduidend kleiner, net zoals in de tropen, waar ze zich vooral (maar niet exclusief!) in de gebergten concentreren. De Sclerioideae en de Mapanioideae vertonen een vrijwel uitsluitend (sub)tropisch areaal, met voor de eerste enkele uitlopers in Noord-Amerika en Japan. Alleen de Cyperoideae, de subfamilie met de blijkbaar grootste flexibiliteit (wat zich uit in het aantal tribus, genera, en soorten) is erin geslaagd om zich vanuit de tropen succesvol uit te breiden tot in de gematigde gebieden.

Op tribusniveau zijn eveneens heel wat aardige resultaten te noteren. De Chrysitricheae, een gespecialiseerde zijtak in de Mapanioideae vinden we zeer kenmerkend terug op de continenten en eilanden die de Indische oceaan omringen. Ook het areaal van de Arthrostylideae doet een dergelijke oorsprong vermoeden; RAYNAL (1967b: 95) had het over een "origine lémurienne". De Dulichieae vormen een tribus met affiniteiten naar de cyperoïde zowel als naar de rhynchosporoïde groep, maar met een zeer bijzonder morfologisch kenmerk, en een eveneens afwijkend, holarctisch areaal. De Cryptangieae daarentegen beperken zich tot tropisch Centraal- en Zuid-Amerika, wat hun afscheiding van de pantropische Sclerieae enigszins bevestigt. De verwante Trilepideae vormen een merkwaardige groep met een Zuidamerikaanse en Afrikaanse verspreiding, waarover reeds een lezenswaardig stukje is geschreven (GILLY 1943: 8-10, fig. 1). Dit is trouwens een voorbeeld waarbij de ouderdom van de groep, althans een minimale ouderdom kan worden bepaald a.h.v. het bekende tijdstip waarop deze twee continenten van elkaar zijn weggedreven. Tenslotte een laatste en wat moeilijker interpreteerbaar voorbeeld, de Bisboeckelereae, een behoorlijk homogeen taxon, met een Centraal- en Zuidamerikaans areaal voor drie genera, maar

een pantropisch voor Diplacrum. In dit laatste genus worden meestal 3 subgenera of sectiones onderscheiden, Pteroscleria in Zuid-Amerika en West-Afrika, Sphaeropus is pantropisch, Diplacrum s.s. heeft een tropisch Aziatisch en Australisch areaal...

Op generisch niveau dan weer zijn eveneens bepaalde taxonomische opvattingen, oorspronkelijk gebaseerd op morfologische waarnemingen, door areaalstudies bevestigd. Bijvoorbeeld kennen we in de Abildgaardieae drie niet zo eenvoudig te scheiden genera, Fimbristylis, Abildgaardia en Bulbostylis, die in de loop der tijden op diverse wijzen zijn bijeengebracht (GOETGHEBEUR & COUDIJZER 1984: 67-68). Uit bepaalde waarnemingen blijkt dat deze drie genera toch uit elkaar zijn te houden, en als drie onafhankelijke evolutieve eenheden moeten worden beschouwd. Deze opvatting wordt bevestigd doordat elk van deze drie taxa een verschillend speciatiecentrum en op die plaats zelfs nog enige satellietgenera bezit (GOETGHEBEUR & COUDIJZER 1985: 209). Bij de Trilepideae is de situatie ook duidelijker geworden na het invoegen van fytogeografische argumenten bij de beschikbare morfologisch gegevens, waardoor RAYNAL (1963) Trilepis s.l. kon splitsen in een Zuidamerikaanse Trilepis s.s. en een Afrikaanse Afrotrilepis.

Deze voorbeelden vormen een selectie uit de talrijke mogelijkheden, waar van de fytogeografische gegevens gebruik kan worden gemaakt. Bij de individuele tribus- en genus-besprekingen zijn deze argumenten meestal opgenomen en men wordt dus naar die plaatsen verwezen. Daarenboven is het generisch areaal aangegeven bij de opsomming van de genera, het eerste punt van elke tribusbehandeling.

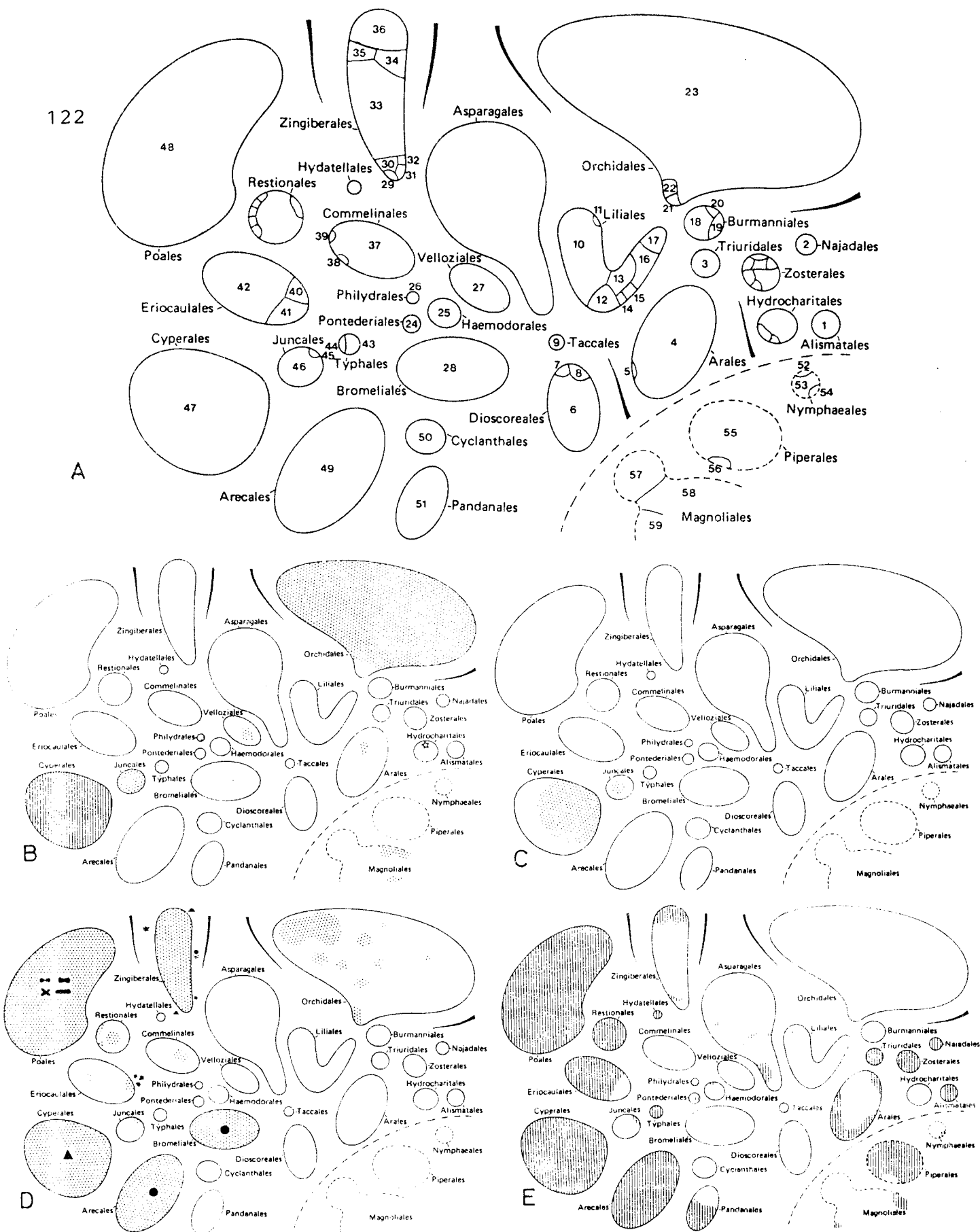


FIG. 6.1

Bellendiagrammen —A: overzicht van de Monocotylen-orde. —B: kenmerkareaal voor pollen in tetraden. —C: id., polycentrisch centromeer. —D: id., siliciumafzettingen. —E: id., uniovulate placentae. (A-E: uit DAHLGREN & CLIFFORD 1982: diagram 1, 48, 85, 25, 62).



## 6. AFFINITEITEN BINNEN DE 'MONOCOTYLEN'

---

### A. Affiniteiten met de Pandanales

---

Een eerste auteur die expliciet wijst op bepaalde gelijkenissen met de Pandanales (Pandanales, Typhaceae, Sparganiaceae) is wellicht HOLTUM (1948: 532-533), die na een uitvoerige studie van een groot aantal tropisch Aziatische Cyperaceae, de primitieve natuur van Scirpodendron ontdekt: "Assuming the Scirpodendron condition to be primitive, it seems likely that the nearest relations of the Cyperaceae are the families of the Pandanales (...), though the relationship does not appear very close". Reeds vroegere auteurs hadden onbewust deze gelijkenis aangetoond, door het beschrijven van Scirpodendron als een Pandanus-soort, zoals P. pumilus Moon, P. caricosus Spreng., P. acaulis Martelli. KERN (1962a: 148) beoordeelde deze idee "certainly worth considering", wat we hierbij doen. MEEUSE (1975b: 302) dacht dat "the morphology of the early cyperaceous type of plant suggests some relation with the Pandanales". Beide laatste auteurs zich evenwel hoofdzakelijk of volledig op de bevindingen van HOLTUM (l.c.), zodat we ons hier kunnen beperken tot het weerleggen van de argumenten, gepresenteerd in die bewuste tekst.

Om te beginnen wordt veel fantasie gebruikt bij het voorstellen van de link tussen een Scirpodendron-bloemetje en dat van Pandanus, met veronderstelling van een groot aantal processen die zouden hebben moeten plaatsvinden (verschijnen van een ovarium, sterilisatie van meeldraden, vereniging van bloemetjes op een as,...). Dan bezitten de Pandanales alle een steriele top aan het connectivum, maar dit kenmerk bezitten nog andere monocotyle families dan de Cyperaceae. Ook de variabiliteit in stigmata-aantal en het zeldzame voorkomen van steenvruchtachtige vruchtjes bij Cyperaceae wordt als een indicatie voor mogelijke affiniteiten gezien. Verder de geleidelijke overgang van de vegetatieve bladeren naar de involucrale bracteae, de blad-vorm, en enigszins de anatomie zouden alle wijzen op een evolutie van de Cyperaceae uit de Pandanales. Affiniteiten met de Juncaceae daarentegen worden verworpen, ofwel zouden de Juncaceae als een uit de Cyperaceae afgeleide groep kunnen worden beschouwd, dit alles volgens HOLTUM (o.c.).

Als argumentatie zou ik dit zeer zwak durven noemen, voor een deel gaat om duidelijke oppervlakkige gelijkenissen, voor een ander deel om gedeelde gelijkenissen, en tenslotte ook om niet-bestaande gelijkenissen, i.c. bloeikenmerken.

GUIGNARD (1961: 2125-2127) erkende binnen de Monocotylen 3 hoofdtypes in de embryonale ontogenese, en het Luzula-type bleek kenmerkend voor de Typhaceae, Sparganiaceae (beide Pandanales s.l.) en Cyperaceae, maar daarnaast ook nog voor Juncaceae. Dit betekent dus evenmin een argument pro affiniteit Cyperaceae-Pandanales.

BAAS (1969: 13-14) en METCALFE (1971: 455) tenslotte weerleggen ook het anatomisch argument, door aan te tonen dat Pandanales en Cyperaceae onderling zeer sterk verschillen en eigenlijk niet de minste affiniteit vertonen.

Aan de hand van DAHLGREN & CLIFFORD (1982) is gepoogd via hun diagrammen met kenmerkarealen om enige gelijkenissen en punten van verschil tussen Pandanales-Typhales enerzijds en Cyperales anderzijds aan te duiden. Vooral verschillen werden genoemd, en als er al gelijkenissen waren, werden deze ook gedeeld met de Juncaceae (bvb. anatropische ovula, aanwezigheid van een pariëtale cel bij de megaspore) of met de Poaceae (niet-openspringende eenzadige vruchtjes). Van een opvallende gelijkheid tussen de huidige Pandanales en Cyperales kan dus zeker geen sprake zijn.

#### B. Affiniteiten met de Poales (tabel 6.1)

---

De meeste vroegere auteurs, waarvan we als voorbeeld BENTHAM (1883: 1038) -met zijn kritische beschouwing- geven, en ook nog veel recente floristische werken nemen een (dichte) verwantschap met de Poaceae aan, wellicht op fenetische gronden en ook mede veroorzaakt door een totaal onvoldoende kennis van de tropische vertegenwoordigers van beide families.

In een van de zeldzame recente werken waarin Cyperaceae en Poaceae samen in een orde zijn gehouden (CRONQUIST 1981: 1133-1138), moet deze auteur toch toegeven: "The two families are indeed clearly distinct and it is not difficult to point out a series of differences between them" (o.c.: 1134). Over de reden waarom ze dan toch worden samengehouden, blijft deze auteur vrij vaag: "On the basis of all the available information, including chemical and anatomical as well as gross morphological features, I believe that the Cyperaceae and Poaceae are closely related lines diverging at an angle from a common source" (o.c.: 1135).

Deze laatste bewering kan evenwel makkelijk worden ontzenuwd. CLIFFORD & HARBORNE (1969: 125-126, t. 2) konden aantonen dat a.h.v. hun flavonoïdensamenstelling beide families ver uiteen liggen. Anatomisch zijn ook belangrijke verschillen te noteren in o.a. epidermisstructuur en verkiezelingstype (METCALFE

1971: 41), Kranz-chlorenchym- en -vaatbundeltype, vruchtanatonomie (METCALFE 1969: 786). Tenslotte levert de morfologie eveneens tal van belangrijke verschillen, inzake bloemetjes-, aartjes- en bloemgestelstructuur, halmbouw. En dan spreken we nog niet over de pollenstructuur, de embryobouw, het chromosomengedrag,...

Volgens een hypothese die recent als meer aannemelijk wordt beschouwd, zouden via de Restionaceae twee takken zijn voortgekomen, een die leidt naar de Poaceae, een andere naar het Juncaceae-Cyperaceae-complex. Met een parasitologisch argument heeft SAVILE (1979: 463) de waarschijnlijkheid mooi kunnen bevestigen. Ook HUBER (1977: 294) wijst op een belangrijk punt van overeenkomst tussen Restionaceae en Poaceae, waardoor deze verschillen van de Juncaceae en Cyperaceae, nl. de opvallende laterale ligging van het embryo t.o.v. het overvloedige endosperm. Helemaal in overeenstemming met deze visie is de mening van WALKER & DOYLE (1975: 706), dat: "palynology favors Takhtajan's (1969) interpretation of the two groups (grasses and sedges) as more distantly related, the grasses being derived from the Restionales and sedges from the Juncales". CHEADLE (1955) komt met zijn studies over de tracheeënspecialisatie tot een gelijklopend besluit: de in dit opzicht hooggespecialiseerde Poaceae kunnen slechts via de Restionaceae worden afgeleid, en op een andere tak bevinden zich de Cyperaceae, terwijl de Juncaceae wellicht een vrij sterk divergerende (vroeg?) afsplitsing van de Cyperaceae-lijn zouden voorstellen. In dezelfde zin besluit METCALFE (1971: 41-42), na zijn systematisch-anatomisch werk over beide families: "whilst the 2 families could have been evolved from a very remote common ancestor, they must have pursued independent phylogenetic courses for a very long time."

In tabel 6.1 wordt een overzicht gegeven van de genoteerde gelijkenissen en verschillen tussen Poaceae, Cyperaceae en Juncaceae, a.h.v. de taxonomische areaalkaartjes van de kenmerktoestanden uit DAHLGREN & CLIFFORD (1982).

### C. Affiniteiten met de Juncales (tabel 6.1)

---

Omwille van de bijna overweldigende hoeveelheid argumenten pro, is hier gepoogd om het bewuste bewijsmateriaal (d.w.z. kenmerken waarin beide families samen verschillen van de meeste Poaceae) uit de litteratuur te resumeren en te rubriceren. De vermelde bronnen zijn niet altijd de originele, want veel heb ik uit andere overzichten (SHAH 1967; DAHLGREN & CLIFFORD 1982: 315-317; DAHLGREN c.s. 1985: 401-403) kunnen putten; daarenboven zijn ook nog persoonlijke aanvullingen opgenomen.

Tabel 6.1 : Een vergelijking van de Poaceae, Cyperaceae en Juncaceae  
a.h.v. de gegevens in DAHLGREN & CLIFFORD (1982)

Kenmerk	Diagram n°	Poaceae	Cyperaceae	Juncaceae
<i>Bladeren distich</i>	12	++ (-)	- - (+)	- - (+)
<i>Ligula</i>	18	++ (-)	- - (+)	- - (+)
<i>Siliciumafzettingen</i>	25	++	++	- -
<i>Tweecellige mikroharen</i>	27	+	-	-
<i>Perianth ontwikkeling</i>	31	-	- (+)	++
<i>Vasthechting anthera</i>	40	versatiel	basifix	basifix
<i>Openingswijze anthera</i>	41	latrors	intrors	latrors
<i>Endothecium verdikking</i>	44	gordel	gordel/spiraal	spiraal
<i>Mikrosporogenese</i>	47	successief	simultaan	simultaan
<i>Pollen in tetraden</i>	48	-	(+)	+
<i>Stijlen volledig vrij</i>	55	++ (-)	- - (+)	- - (+)
<i>Ovula aantal</i>	62	1	1	3 of meer
<i>Ovula anatrop</i>	63	-/+	+	+
<i>Pariëtale cel</i>	64	-	+	+
<i>Endospermvorming</i>	66	nucleair	nucleair	helobiaal
<i>Embryogenese</i>	67	Asteraceae-type	Onagraceae-type	Onagraceae-type
<i>Vrucht</i>	70	graanvrucht	nootje	doosvrucht
<i>Embryotype</i>	79	lateraal	capitaat	breed
<i>Kiemplanttype</i>	83	C	C	A
<i>Polycentrisch centromeer</i>	85	-	+	+

### 1. Habitus

---

Deze planten zijn overwegend grasachtig en bezitten meestal tristich ingeplante bladeren zonder ligula. In beide families komen soorten voor met distiche bladeren, en een ligula wordt regelmatig aangetroffen. Elk kent 1 struikvormig en monotypisch genus, resp. Microdracoides en Pronium. De bladschede is gesloten bij de meeste Cyperaceae, bij Juncaceae in Luzula en Pronium. Een opmerkelijke ondergrondse structuur isesignaleerd bij beide families, en blijkt te ontbreken bij Restionaceae, nl. dauciforme worteltjes (LAMONT 1978: 258, t. 1).

### 2. Anatomie

---

METCALFE (1971: 42) heeft als kenner van de anatomie van beide families de situatie kort en bondig weergegeven: "In their anatomical structure, the Cyperaceae are more similar to the Juncaceae than to any other family". Jammer genoeg worden daar geen konkrete feiten opgesomd, eerder vaag wordt de lezer verwezen naar een -zelf te maken!- vergelijking van de systematisch anatomische bespreking van beide families (METCALFE 1971, CUTLER 1969). Regelmatig wordt gewezen op het ontbreken van een Kranz-type anatomie bij de Juncaceae, dit als onderscheid met de Cyperaceae. Vooreerst dient daarbij te worden opgemerkt dat slechts een klein deel van de Cyperaceae deze structuur vertoont. Ten tweede zien we bij BUCHENAU (1906: 37, fig. 31) een dwarse doorsnede doorheen een Oxychloe-blad, en daaruit blijkt een halfrondiale rangschikking van grote mesofylcellen rond de perifere vaatbundels. Deze opmerkelijke waarneming wordt evenwel niet bevestigd noch vermeld in CUTLER (1969: 62-65). Isotopenmetingen zijn bij Juncaceae, voor zover mij bekend, niet uitgevoerd. Naar mijn mening moet het ontbreken van de C4-fotosynthesecyclus eerst duidelijk worden bevestigd vooraleer dit argument eventueel kan worden gebruikt.

### 3. Bloeimorfologie

---

De bloemgestellen als zodanig verschillen structureel vrij sterk, maar gelijkenissen zien we in de aanwezigheid van bracteae en profyllen. De bloemetjes zelf zijn meestal duidelijk trimeer opgebouwd, met 3+3 tepalen, 3+3 meeldraden en een trimeer gynoeceum. De antheren zijn basifix.

#### 4. Mikrosporogenese

---

Hier komen we op het terrein van de werkelijk relevante kenmerken, d.w.z. die binnen de brede verwantschapskring slechts bij deze twee families worden aangetroffen, m.a.w. hoogstwaarschijnlijk synapomorfieën voorstellend. In Juncaceae worden blijvende tetraden gevormd, in Cyperaceae pseudomonaden door degenereren van drie kernen (WULFF 1939: 555); de mikrosporogenese is hier van het simultane type, en de mikrosporemoedercel vormt de (gemeenschappelijke) exinelaag.

#### 5. Megasporogenese

---

In beide families wordt voor de meiotische deling uit de megasporemoedercel een pariëtale cel afgesplitst, in tegenstelling tot de situatie bij de Poaceae. Verder is hier ook vaak een obturator aanwezig. De antipoden zijn efemeer.

#### 6. Embryogenese

---

Duidelijke affiniteiten met de Juncaceae zijn ook hier genoteerd, o.a. bij de kwadrantcellen die zich eerst periklien delen, de stengelapex die voortkomt uit etage 1 of ca, de weinig ontwikkelde of uniseriate suspensor, de embryogenese volgens het Onagraceae-type, Juncus-variant (SHAH 1964: 43-46; JUGUET 1972: 567). Laten we hierbij ook opmerken dat bij diverse Cyperaceae in rijpe vruchtjes zaden worden aangetroffen met een embryo dat quasi niet van een Juncus-embryo valt te onderscheiden. Het volgroeide embryo bevindt zich basaal-centraal, omgeven door het overvloedig endosperm.

#### 7. Cytologie-karyologie

---

Hier vinden we een ander zeer zwaarwegend argument pro relatie Cyperaceae-Juncaceae, nl. het unieke (voor Angiospermen!) voorkomen van polycentrische centromeren bij deze twee families. Dit fenomeen heeft vérstrekkende gevolgen, nl. dit maakt het frekwente optreden van aneuploidie mogelijk én overlevingsvatbaar.

## 8. Parasitisme

Resumerend herhalen we even wat SAVILE (1979: 464) schreef: "parasitic fungi do indicate some unity of Commelinidae in general; but they also indicate the closeness of Cyperaceae to Juncaceae and the marked distinction of both from Poaceae." Als parasiterende genera die exclusief beide families belagen, worden vermeld Entorrhiza en Cintractia, beide Ustilaginales (KUKKONEN & GJAERUM 1977, FINERAN 1980). Ook bepaalde groepen bladluizen lijken een uitgesproken voorkeur te vertonen voor deze planten (EASTOP 1979).

Na deze indrukwekkende reeks overeenkomsten moeten we hier toch ook de verschillen vermelden, waarvan trouwens een aantal zeker even opmerkelijk zijn als de gelijkenissen. Over het algemeen blijken de Juncaceae zich een evolutieve trap lager dan de Cyperaceae te bevinden: wanneer een kenmerk onder verschillende toestand aanwezig is, vertonen de Juncaceae (meestal) de meer oorspronkelijke situatie, de Cyperaceae (meestal) de meer geëvolueerde. Bij het opstellen van de volgende lijst is dankbaar gebruik gemaakt van DAHLGREN & CLIFFORD (1982: 317) en HAINES & LYE (1983: 27).

	Juncaceae	Cyperaceae
Levensvorm	weinig therofyten	rel. veel therofyten
Anatomie	zonder siliciumkegeltjes	met siliciumkegeltjes
Bloemetjes	alleenstaand, soms dicht opeen	verenigd tot aartjes
Tepalen	altijd goed ontwikkeld	neiging tot reductie
Meeldraden	6(3)	1-3(6)
Ovula	3-veel	1
Vrucht	doosvrucht	nootje (steenvruchtachtig)
Endosperm	helobiaal	nucleair
Pollen	tetraden	pseudomonaden

Als besluit van deze uitvoerige vergelijking kunnen we degelijk geargumenteed stellen 1) dat beide families ongetwijfeld eenzelfde oorsprong hebben gekend en dichter bij elkaar staan dan bij andere families, maar ook 2) dat ze onderling

reeds een heel eind van elkaar zijn weggegroeid, zodat een erkenning als afzonderlijke ordines verantwoord lijkt. Uit een vergelijking van de toestanden bij die kenmerken waarin beide taxa van elkaar verschillen, kunnen we afleiden dat de Juncaceae de minder geëvolueerde situatie voorstellen, de Cyperaceae de meer gespecialiseerde. Tenslotte kunnen we uit een vergelijking van de grootte van het areaal, de oekologische breedte, de morfologische verscheidenheid, het aantal soorten en genera, etc. wellicht besluiten dat de Cyperaceae strategisch gezien een meer competitief niveau hebben bereikt, dat evenwel nog in het niet verzinkt vergeleken met de Poaceae-prestatie.



## 7. DE VOORGESTELDE SUPRAGENERISCHE KLASSIFIKATIE

---

### A. Taxonomische grenzen, of: grenzen aan de taxonomie

---

#### Inleiding

---

Drie verschillende niveaus verdienen in het kader van deze generische revisie en klassifikatie een beschouwing: genus, tribus en subfamilie. De familie zelf is zelden als zodanig betwist, op enkele min of meer abortieve pogingen na, zoals bij RAFINESQUE (1840) die het heeft over de 'natural family of the Carexides', GILLY (1952) die een familie Kobresiaceae zou willen afscheiden, en NELMES (1953: 373) die even suggereerde om Coleochloa uit de Cyperaceae te lichten, aangeslagen als hij was door enkele vegetatieve gelijkenissen met de Poaceae; de familie Coleochloaceae is als nom. nud. vermeld door BULLOCK (1958: 11).

Deze drie rangen zullen hic et nunc worden behandeld, met de bedoeling om de voorgestelde omschrijvingen een theoretische basis te verschaffen. Dit lijkt natuurlijk een post factum rechtvaardigen van een eerder 'irrationeel' opgesteld schema, en dat is ook ten dele zo. Toch weze gezegd 1) dat deze klassifikatie werd ontworpen met voorkennis van vele vroegere systemen en dus mee gekonditioneerd is door de begrenzingen die deze talrijke andere auteurs hebben doorgevoerd, 2) dat vaak een keuze moest worden gemaakt uit enkele mogelijke oplossingen, klassifikaties, en dat bij het nemen van beslissingen wel degelijk volgens bepaalde principes is gewerkt, en tenslotte 3) dat in het evalueren een onderscheid moet worden gemaakt tussen de argumentatie werkzaam bij de drie fasen:

- het afbakenen van groepen,
- het toekennen van een rang aan die groepen,
- het bepalen van de onderlinge relaties tussen deze groepen.

In feite worden klassifikaties opgesteld in een autokorrigerend systeem: a.h.v. een eerste feitenverzameling en bijhorende interpretatie wordt een werkhypothese opgesteld; deze eerste hypothese wordt getoetst aan bijkomend feitenmateriaal of aan nieuw beschreven taxa, de eerste hypothese wordt gekorrigeerd en verwerkt tot een tweede hypothese, enz.

## 1. Genus

---

### \* Het probleem, de problemen

-----

In de laatste decennia zijn minstens drie symposia gewijd aan een taxonomische evaluatie van dit concept (BARTLETT 1940; VERDOORN 1953; LANE & TURNER 1985), naast een ander over alle hogere (dan soort) categorieën (KUBITZKI 1977); tussendoor verschenen zeer regelmatige beschouwingen over de praktische problemen. Vele hiervan zullen in de loop van de volgende tekst worden behandeld en frekwent geciteerd.

Uit al die overdenkingen blijkt het ontbreken van unanimiteit, tenzij over het feit dat het definiëren van het 'genus' zeer problematisch blijft: "probably no taxonomic category causes as much difficulty as the genus" (INGER 1958: 370, en woordelijk hetzelfde bij CRISCI 1974: 568!), waardoor MERXMÜLLER (1977: 402) met recht kon stellen: "the definition of categories other than the so much treated species seems to be an important goal of future symposia".

Vooraf kunnen we even het probleem bondig omschrijven. In tegenstelling tot wat we kennen bij de 'soort', is een biologische grens hier niet onmiddellijk evident, hoewel POWELL (1985: 55) kon aantonen dat ook de genera vaak door een kruisbaarheids-grens (met zeer hoge F1-steriliteit) herkenbaar zijn. Toch maakt 'iets' dat veel genera door natuurvolkeren en eertijds ook in de eigen Westerse cultuur werden herkend (BARTLETT 1940: 349-353). Dat 'iets' is echter zeer moeilijk of onmogelijk te bepalen, absolute criteria zijn (nu nog?) illusoir.

Veelal wordt een geargumenteed pleidooi gehouden om pragmatisch te werk te gaan: "since there is no operational definition available, one is forced to adopt a pragmatic definition" (CRISCI 1974: 568-569), en om rekening te houden 1) met de traditionele opvattingen (genus- en supragenerische namen zijn 'keywords' naar de taxonomische litteratuur, 2) met de handelbaarheid (mnemotechnisch zinvol houden) en 3) met de herkenbaarheid (graag veld- of uitwendig morfologische kenmerken); dit alles echter nadat voldaan is aan de prioritaire eisen van inwendige homogeniteit en uitwendig duidelijke grenzen: "the biologically distinct genus may be defined as a category including only species that are naturally related by monophyletism" (LEGENDRE & VAILLANCOURT 1969: 247).

### \* Intuïtieve kennis

-----

Diverse auteurs (o.a. BARTLETT 1940: 353) hebben erop gewezen dat veel van onze algemeen erkende genera via TOURNEFORT door LINNAEUS onveranderd uit de oude kruidkunde konden worden overgenomen, enkele waren reeds vanuit de klassieke oudheid bekend. Hier kan ik niet aan de verleiding weerstaan om een merkwaardige waarneming te vermelden. Tijdens een botanische exploratie in Shaba (Zaire) werd ik vergezeld door twee Zairese technici bij Prof. Malaisse (Lubumbashi), met name Emile Kisimba en Yumba Musinga, beide ervaren terreinwerkers. Op specifieke vraag van Prof. Malaisse werd met bijzondere aandacht uitgekeken naar soorten van het genus Monadenium (Euphorbiaceae). Botanici kunnen deze planten herkennen aan enige weinig opvallende detailkenmerken van de bloemgestellen, maar in vegetatieve toestand zijn ze amper als Monadenium herkenbaar, en dit is dan nog eerder een eufemisme. Toch hadden beide veldbiologen weinig moeite met het vinden en herkennen van de diverse -nieuwe!- Monadenium-soorten in de bezochte biotopen, ondanks de extreem divergente habitus en toestand waaronder we die soorten hebben aangetroffen.

### \* Criteria

-----

Absolute criteria voor genera kennen we nog niet, vandaar de huidige pragmatische benadering van het probleem (zie verder). Toch kunnen we ons voorstellen dat mettertijd een meer objectief oordeel mogelijk wordt, wanneer de techniek voor het bepalen van genetische kongruentie wat eenvoudiger wordt en toepasbaar op grote aantallen soorten. Genera -en taxa van alle andere niveaus- kunnen dan worden gedefinieerd a.h.v. minimum- en maximumdeviaties, hoewel ook met deze superontwikkelde techniek problemen aanwezig zullen blijven: 1) niet alle groepen organismen bevinden zich op eenzelfde evolutief niveau, bepaalde genera zijn zich nog aan het vormen en de gewenste scherpe grenzen zullen zelfs dan niet kunnen worden aangetoond..., 2) ook dan zal arbitrair een beneden- en een bovengrens moeten worden getrokken, net zoals nu: "since even within a single family there is no absolute yardstick for determining it" (STEBBINS 1956: 242-243).

In afwachting van deze (meer) objektieve criteria moeten we voor onze huidige klassifikatie werken met de klassieke middelen, d.w.z. met de vergelijkende morfologie (s.l.): "...the basic criteria on which genera, species, etc. are founded are morphological ones, since such criteria form the only universal

basis for taxonomy which is at present available" (TUTIN 1963: 122). Per slot van rekening worden ook soorten -die in principe wél een nauwkeurige biologische omschrijving kennen als voortplantingsgemeenschap- in de praktijk herkend a.h.v. morfologische verschillen, waarvan men veronderstelt dat ze genetische verschillen adekwaat (genoeg) weergeven.

We kunnen de schaalvergroting doortrekken, door deze vergelijking te maken: zoals een soort een groep onderling kettingvormig verwante individuen met een diskontinue variatie t.o.v. andere groepen individuen voorstelt, zien we een genus als een groep onderling verwante soorten die een diskontinuiteit in hun parameters vertonen t.o.v. andere groepen soorten. Deze dubbele gedachte is reeds eerder geformuleerd: "The species...tend to occur in clusters, a phenomenon which opens the way to a natural supra-specific classification" (CLAYTON 1983: 149), en: "the category 'genus' signifies a group of species more closely related to one another than any are to other species" (FUNK 1985: 78). In deze stelling zien we twee belangrijke criteria opduiken: 1) onderlinge gelijkenissen van de soorten die het genus samenstellen, 2) een kenmerkenkloof met de extragenerische soorten, twee kenmerken eigen aan clusters... De vergelijking gaat zelfs verder, want net zoals de universele zuivere, nauwkeurig te omschrijven soort een fictie is, mag ook niet worden verwacht dat alle genera duidelijk zijn af te grenzen. We moeten onze opvatting over 'het genus' zien als een vereenvoudigde voorstelling van de werkelijkheid, met een voornamelijk praktisch doel, het mogelijk maken van communicatie.

Door CLAYTON (1983: 151-152) is een poging ondernomen om min of meer concreet de te volgen werkwijze te schetsen, welke criteria kunnen worden gehanteerd bij het opstellen van een generische klassifikatie.

- 1) Het moeilijkste punt, de start, bestaat uit de kenmerkenkeuze. Het aardigst is natuurlijk om te kunnen werken met gekorreleerde kenmerken uit diverse disciplines (zoals bloeistruktuur, bladanatomie, embryografie), maar al te vaak moet een keuze worden gemaakt uit een aantal niet kongruente kenmerkenreeksen: welke laten we prevaleren? Meestal wordt die keuze gericht o.i.v. onze voorkennis, van wat 'bruikbaar' gebleken is voor die bepaalde groep van planten. Daar zijn twee evidente gevaren aan verbonden: 1) de cirkelredenering: genera worden erkend op grond van een bepaald kenmerk, deze kenmerktoestand bepalen we voor andere nog niet ingesloten soorten, en a.h.v. die resultaten komen we tot een (her)verdeling die -o zo toevallig- de startkeuze bevestigt... en 2) de betrouwbaarheid van de meeste kenmerken wisselt sterk, ook binnen eenzelfde familie, subfamilie, tribus of genus. Dergelijke problemen kunnen maar worden vermeden door te werken met de hoger beschreven gekorreleerde kenmerken.

- 2) Eenmaal de clusters a.h.v. een bepaalde kenmerkenkeuze min of meer zijn omschreven, is een volgende stap mogelijk, nl. het toekennen van een rang, of omgekeerd: welke minimale afstand tussen de cluster centroïden is vereist vooraleer we tot generische afscheiding kunnen overgaan? Daaraan gekoppeld is ook de vraag naar de bovengrens, m.a.w. tussen welke grenzen mag deze afstand variëren?
- 3) Nauw hiermee verbonden is de vraag naar de breedte van de kloof die tussen twee genera moet bestaan. Zogezegde overgangsoorten spelen hier een belangrijke rol, en hun toewijzing aan een bepaald genus zal vaak wat arbitrair verlopen, afhankelijk van de waarde die aan de diverse kenmerken wordt gehecht; in andere gevallen, vooral bij kleine genera, veroorzaakt de (her)ontdekking van dergelijke soorten vaak een versmelting van twee of meer genera. STEBBINS (1956: 242) meent van de grasgenera dat "they make it impossible for us to erect a system of genera in which all intergeneric gaps have the same degree of validity from the standpoint of interspecific relationships". Die kloof is inderdaad niet overal even breed, maar er zijn grenzen; wordt ze te smal, dan gaat het om een (infragenerisch) scheurtje, wordt ze te groot, dan zien we een (supragenerische) vallei.
- 4) Ook de grootte van de cluster heeft een bepalende invloed op het randgedrag: bij grote genera kunnen kleine (vaak hooggespecialiseerde) marginale taxa een afzonderlijke status toebedeeld krijgen (met een parafyletische restgroep als resultaat). Een herbeschouwing van de generische grenzen is dan ook niet eenvoudig doordat het grote genus zelf moeizaam tot een revisie komt, zodat afwijkende soorten lange tijd ondergedoken kunnen blijven.
- 5) De dichtheid van de cluster, m.a.w. de mate waarin de samenstellende soorten op elkaar lijken (met elkaar zijn verwant), bepaalt in hoge mate de infragenerische klassificatie. Waardoor natuurlijk een eventuele latere generische herverdeling sterk wordt beïnvloed. De werking die van dit kenmerk uitgaat wordt in belangrijke mate mede bepaald door de grootte van de cluster: een groot genus "nodigt" tot verdere verdeling (al was het maar om praktische redens), terwijl in een klein genus de verdienste van een opsplitsende auteur eerder als gering wordt ervaren.
- 6) Tenslotte is er een laatste beschouwing te vermelden, eigenlijk meer te zien als een toets voor de korrektheid van het aangenomen systeem, nl. de voorspellende waarde. Genera worden verondersteld natuurlijke eenheden voor te stellen, en de samenstellende soorten bezitten een liefst zo groot mogelijk aantal gemeenschappelijke en exclusieve kenmerken, waardoor in principe a.h.v. de studie van één betrouwbaar kenmerk ook de toestand van heel wat andere kenmerken kan worden voorspeld.

GRANT (1959: 39-40) heeft een bepaald idee over de beneden- en de bovengrens. Een genus ziet hij als een categorie tussen sectio en tribus (wat m.i. niets duidelijk maakt), niet meer kruisbaar met andere taxa van dezelfde rang. Dan is mijn vraag: what about subgenera? Zijn deze nog wél kruisbaar? Wat is dan het verschil met een sectio? Voor een omschrijving van de bovengrens kan ik volgende passus aanhalen: "...to define the genus as the most comprehensive natural infra-tribal category which can be handled practicably in the field or herbarium, rather than as the minimum distinguishable supraspecific category", en daardoor komen we meteen bij het volgende interessepunt!

\* Schaaleffekt

-----

"...There is no doubt that the size of the flower has had a considerable influence on classification. Would Euphorbia be treated as a single genus if its flowers were as conspicuous as a lily's? The very narrow species concept often employed in Paeonia and Pulsatilla is no doubt a result of their having showy flowers; like pretty girls, they got a lot of attention." Deze duidelijke omschrijving uit DAVIS & HEYWOOD (1963: 84) schetst zeer goed het probleem. Precies bij de Cyperaceae (en andere "Glumaceae") stelt dit zich zeer akuit, want alle ultieme bloei-structuren zijn klein of zeer klein en vaak moeilijk toegankelijk.

Traditioneel verwacht men van een genus dat het op een of andere manier herkenbaar blijft met het blote oog of met een handloep: "this is, of course, a good practical tradition and one to be preserved as far as possible" (TUTIN 1963: 125). Dit criterium wordt nu niet meer als het allerbelangrijkste beschouwd, tenminste niet door de producenten, voor wie de klemtoon duidelijk ligt op de natuurlijkheid ervan (DAVIS & HEYWOOD 1963: 103). Niettemin blijft dit probleem niet te verwaarlozen: de werkeenheden van een klassifikatie moeten voor de gebruikers hanteerbaar zijn, het systeem moet user-friendly zijn, anders wordt het niet gebruikt en schiet het zijn doel voorbij. Bij de erkenning van de Cyperaceae-genera heb ik in belangrijke mate daarmee rekening gehouden, hoewel een dissectie van de aartjes om de structuur van de kleine bloemetjes te bestuderen vaak onvermijdelijk is; daarentegen zijn anatomische en embryografische kenmerken (die soms veel duidelijker verschillen opleveren dan de klassieke morfologische) grotendeels uit de determineersleutels weggelaten.

\* Splitting or lumping?

-----

Mutatis mutandis geldt voor genera dat "there is no virtue in retaining a traditional arrangement that obstructs understanding. Thus it becomes necessary to recognize a number of small families whose members have been quietly hiding in large families where they do not belong" (CRONQUIST 1981: X). En dit geldt des te sterker voor de taxa van eenvoudig toegankelijke en dus veelgebruikte niveaus als familie, genus en soort. De tussenliggende rangen worden zelden gebruikt buiten de taxonomische kring, verschijnen zelden in indexen; ze hebben dus maar een betrekkelijke praktische waarde, vnl. voor de taxonoom zelf om relaties tussen de genera aan te duiden, waardoor de ev. aangebrachte wijzigingen op deze niveaus veel minder verstrekkende gevolgen veroorzaken. Zelf heb ik een neiging tot het reduceren van het aantal niveaus, enerzijds om het overzicht overzichtelijk te houden, anderzijds omdat het toch niet mogelijk is om alle details van de veronderstelde fylogenese in een reeks namen te vatten (BURTT 1977: 102). Dendrogrammen (= zijzicht) of bellendiagrammen (= bovenzicht van de fylogenese) zijn daarvoor meer aangewezen.

Keren we nu terug naar het genus, een van de meest gebruikte categorieën. Meer bepaald zullen we een vergelijking maken van drie Linneaanse genera, Cyperus, Schoenus en Scirpus, met hun vroegere omschrijving tegenover de huidige inzichten. Schoenus omvatte eertijds zowat alle soorten met rhynchosporoïde affiniteiten. Door een gelukkig toeval zijn talrijke genera uit deze groep in Australië aanwezig, en de regionale revisie door BENTHAM (1878) kreeg meteen een mondiale betekenis. Schoenus s.l. werd daar niet aanvaard, en de toen aangenomen splitsingen zetten de trend naar verdere homogenisatie in. Voor Scirpus daarentegen bleef de brede opvatting lang standhouden, tot in de meeste subrecente flora's en grote taxonomische werken. Pas recent heeft de (her)ontdekking van anatomische, embryografische en fysiologische heterogeniteit, en vooral de uitgesproken korrelatie ertussen gemaakt dat Scirpus nu op een niet meer terug te dringen wijze is opgedeeld in diverse meer homogene genera. In de cyperologische middens wordt dit opdelen nu algemeen aanvaard, maar zeer kenmerkend nog maar zelden in de floristische werken, en als oorzaak zie ik daarvoor het ontbreken van een recente én goed uitgevoerde revisie van Scirpus s.l.: hier ligt een prachtige taak, die schitterende en zeer nuttige resultaten kan afwerpen! Cyperus tenslotte wordt overwegend niet opgesplitst door de gebruikers, en dit is mede een gevolg van de brede opvatting in de laatste monografische bewerking (KÜKENTHAL 1935); binnen de cyperologie zijn de twee tegenstrijdige opvattingen werkzaam. Dit opmerkelijke verschil met de twee andere genera wijst m.i. op de grotere homogeniteit van Cyperus s.l., waarvan de soorten tenslotte worden herkend a.h.v. een aantal duidelijk apomorfe toestanden: de distiche glumae,

de afwezigheid van glumellae, de anthelavorm van het bloemgestel,... De kans is groot dat Cyperus s.l. inderdaad een monofyletisch taxon voorstelt, wat maakt dat het probleem zich eigenlijk elders situeert dan bij de oorspronkelijk zeer heterogene 'Alluvial'genera Schoenus en Scirpus, nl. omtrent het niveau waarop de deelgroepen binnen Cyperus best worden onderscheiden. Pragmatisme bepaalt voor dit genus het antwoord, en in dit werk is geopteerd voor een afsplitsing van homogene en eenvoudig herkenbare taxa op genusniveau. Deze gedachte is op een elegante manier verwoord door CLAYTON (1983: 151): "In general the splitting of contiguous clusters is more likely to be accepted if they can be cleanly separated by an easily observed character associated with an obvious change in outward appearance. On the other hand if the diagnosis is difficult to achieve, or the two groups are not recognizably different in facies, they are more likely to be treated at infrageneric level. In other words the outcome tends to be weighted in favour of convenience".

## 2. Tribus en subfamilie

---

Nog minder dan voor het genus zijn hier algemeen geldende criteria aan te wijzen. We kunnen wellicht eenvoudigst de algemene omschrijving van het genus uitbreiden naar deze hogere rangen, en algemeen stellen dat een tribus (subfamilie) samengesteld is of hoort te zijn uit genera (tribus) die onderling dichter zijn verwant dan elk met de genera (tribus) uit de andere tribus (subfamilie). En dan is er ook weer het nuttigheidsaspect: "...the purpose of classification within a family is to subdivide it into smaller groups that are useful in the process of identification, useful in defining areas for more detailed study, and useful as a whole in summarizing interrelations of the genera" (BURTT 1977: 104).

Op het niveau van tribus en subfamilie is reeds een zeer grote variatiebreedte bijeengebracht, waardoor het soms moeilijk wordt om nog veel gemeenschappelijke kenmerken te kunnen aangeven. In feite worden tribus (subfamilies) afgebakend op grond van de relaties tussen de samenstellende genera (tribus), eerder dan a.h.v. eigenlijke kenmerken van de tribus (subfamilie) zelf, want deze "differ more in general tendencies than in sharp distinctions" (GRANT 1959: 38). Bijgevolg verloopt de verdeling van de genera (tribus) over de diverse tribus (subfamilies) vaak wat arbitrair, afhankelijk van de waarde die de diverse auteurs hechten aan de gebruikte kenmerken. Tribus kunnen meestal nog rekenen op enkele gekorreleerde kenmerken, zeker wanneer een nauwe begrenzing wordt gehuldigd (zoals hier); maar eenmaal op subfamilieniveau wordt het zeer moeilijk om strikte criteria te vinden, veeleer werkt men dan met algemene tendenzen, die de vermoede fylogenese min of meer weergeven (zoals hier).



### 3. Een 'illustratief' probleem (FIG. 7.2)

---

Heel vaak wordt de klassifikatie van genera, tribus en subfamilie voorgesteld door een soort dendrogram, een boomachtig iets met de familie als stam, de subfamilies als zware kroontakken, de tribus als zijtakken, en de genera als twijgen (HULL 1970: 22-23; CLAYTON 1972: 281). Eigenlijk is dit een behoorlijk misleidende voorstelling, die verwarring zaait met de fylogenetische dendrogrammen, en doet uitschijnen alsof uit een familie een aantal tribus ontstaan, uit de tribus genera, etc. Het lijkt me korrekter om deze genera en supragenerische taxa op een bellendiagram voor te stellen, d.w.z. op de momentele dwarse doorsnede (= bovenzicht) van het vermoedelijke fylogenetisch dendrogram (DAHLGREN 1975), met de stippen = soorten (hier niet onderscheiden), wolken (clusters) van stippen = genera, enz. Een dergelijk diagram geeft dan de klassifikatie weer van de aktuele soorten en is dus zeer sterk tijdsgebonden. Fossielen vinden bijgevolg geen plaats op dit diagram, en dat is m.i. verantwoord, vermits deze organismen behoren tot een voltooid verleden botanisch spectrum, en zich niet in het huidige bestand (= onze horizontale doorsnede) laten inpassen: ze moeten in een lagere dwarse doorsnede worden opgenomen.

Ook de voorstellingen zoals bij RAYNAL (1973: pl. 8) zijn eigenlijk niet de korrekte weergave van de fylogenese, want genera ontstaan niet uit andere recente genera, ze kunnen wel een gemeenschappelijke voorouder hebben gekend en deze voorouder is verdwenen, verdeeld geraakt over twee of meer afgeleide vormen: onze recente genera zijn weliswaar niet alle even oud, maar wij zien ze nu allemaal op eenzelfde tijdsniveau en ze moeten dan ook als zodanig worden gesitueerd op een dendrogram, alle aan het uiteinde van grote of kleine takken, die zijn uitgegroeid tot op dit ogenblik, in het dendrogram dus op het hoogste tijdsniveau.

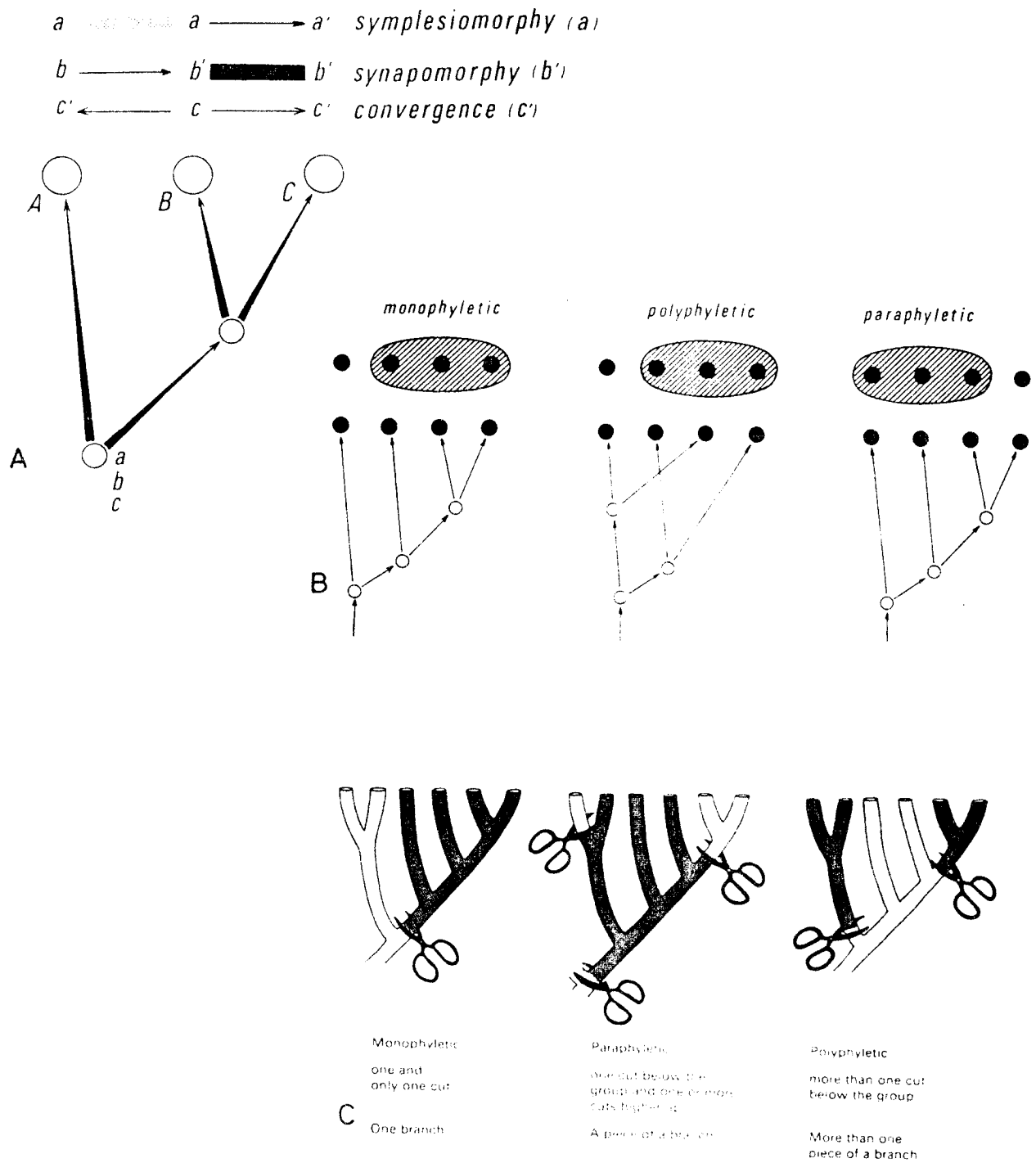


FIG. 7.1

Basisbegrippen van de cladistiek —A: de opsplitsing van het begrip "gelijkenis" in symplesiomorfie, synapomorfie en konvergentie. —B: de betekenis van de begrippen monofyletische (s.s.!), parafyletische en polyfyletische groep. —C: id., aangetoond d.m.v. de "cutting rules". (A-B: uit HENNIG 1979: fig. 44 & 45; C: uit DAHLGREN et al. 1985: fig. 9).

## B. Een cladistische benadering (FIG. 7.1)

---

Sinds HENNIG (1950, 1965 & 1966) en BRUNDIN (1966) is de taxonomie in een technische stroomversnelling terecht gekomen. Door de radikaal-logische stellingname i.v.m. de taxonomische argumentatie werd een zeer intense en vaak hoogoplopende discussie ingezet o.a. in het tijdschrift *Systematic Zoology*, waarbij m.i. de fylogenetisch-systematische methode van HENNIG over de beste troeven beschikt. Pas een decennium later is deze analyse-techniek ("cladistics") goed doorgedrongen in de botanisch-systematische wereld, met BREMER & WANNTORP (1978) en FUNK & STUESSY (1978) als katalysatoren. Snel daarop volgend verschenen een hele reeks revisies waarbij van deze techniek gebruik was gemaakt, en ook maakte ze het onderwerp uit van een aantal symposia (STUESSY & ESTABROOK 1978, STUESSY 1980, DUNCAN & STUESSY 1984).

Het meest eigen en tevens aantrekkelijkste aspect (HULL 1970: 24-25) aan de hennigiaanse methode is haar streng opgebouwde logica, om a.h.v. een zeer nauwkeurig omschreven procedure en gedefinieerde begrippen te komen tot een meer objectieve manier om fylogenetische lijnen te rekonstrueren. HENNIG (1966) zelf werkte bij het opstellen van zijn schema's door het zoeken van de zuster groepen via trial and error, latere auteurs zetten dit systeem om tot algoritmenreeksen waarmee gegevens op geautomatiseerde wijze konden worden verwerkt en geïnterpreteerd. Daarbij gaat men uit van twee enigszins tegenstrijdige principes, enerzijds een streven naar maximale kongruentie van de transformatiereeksen (directed compatibility analysis), en anderzijds een benadrukken van het spaarzaamheidsprincipe (of zuinigheidsprincipe), het zoeken naar een oplossing met een zo gering mogelijk aantal parallellismen of omkeringen van de evolutieve trends (parsimony analysis). Overzichten van deze methodes en evaluaties van de gehanteerde principes en bekomen resultaten zijn gepubliceerd door o.a. FUNK & STUESSY (1978) en DUNCAN et al. (1980). Sinds het verschijnen van dit laatste werk is trouwens een vrij heftige polemiek gevoerd tussen deze twee groepen, waarbij veel problemen hun oorsprong vinden in de uiteenlopende interpretaties van de "oorspronkelijke" tekst in HENNIG (1966). Deze discussie kunnen we hier niet weergeven, we verwijzen daarvoor naar CHURCHILL et al. (1984), DUNCAN (1984), CHURCHILL et al. (1985), FARRIS & KLUGE (1985), DUNCAN (1986).

Voor een goed begrip worden de beginselen van de fylogenetisch-systematische methode hier bondig weergegeven, zoals ik ze heb begrepen en gepoogd toe te passen. Zeer essentieel bij HENNIG (1966: 146) is dat "the concept of the (holo)morphological similarity must be broken up, for the tasks of phylogenetic systematics, into the concepts symplesiomorphy, synapomorphy,

and convergence." CRONQUIST (1981: 1135) daarentegen beweert: "For strictly phylogenetic purposes it is important to distinguish similarities due to close parallelism from similarities inherited from a common ancestry, but for taxonomic purposes this distinction is less significant." Volgens deze stelling hoeft m.a.w. een klassifikatie de fylogenetische realiteit niet weer te geven. Men kan zich hier achter stellen, maar dit lijkt me toch zeer aanvechtbaar en moeilijk vol te houden, gezien de algemeen aanvaarde (bio)systematische omschrijving van soort, genus, familie,...

DUNCAN (1984: 699-700) heeft de tekst waarin HENNIG (1966: 120-122) zijn sleutelbegrip synapomorfie en de toepassing ervan uitvoerig omschrijft, onder 6 punten samengevat:

- 1) Eerst worden transformatiereeksen opgesteld, voor de diverse toestanden waaronder bepaalde kenmerken van homologe organen worden aangetroffen (character state trees).
- 2) De (relatief) primitieve toestanden worden bepaald, m.a.w. er wordt een polariteit ingebouwd in de transformatiereeks.
- 3) Voor de behandelde groep worden de gepolariseerde transformatiereeksen onderling vergeleken.
- 4) Van de kenmerkensets met kongruente transformatiereeksen is elke "eenmalig" ontwikkelde apomorfie een synapomorfie.
- 5) Deze kongruente reeksen worden op een argumentatieschema (= cladogram) geplaatst, waardoor hiërarchisch monofyletische groepen (= clada) worden bekomen. Elke groep wordt gedefinieerd door de synapomorfie op de tak van de stamsort naar die groep.
- 6) Niet-kongruente synapomorfieën moeten opnieuw worden bestudeerd om de foutieve interpretatie op te lossen.

Het zal meteen evident zijn geworden dat diverse problemen zich hierbij kunnen stellen.

Vooreerst is daar het homologievraagstuk, dat hier voorkomt voor moeilijkheden heeft gezorgd bij de interpretatie van de bloeistrukturen, meer bepaald i.v.m. het onderscheiden van aartjes tegenover bloemetjes (Mapanioideae), of (zelden) ook van aren tegenover aartjes (Ascolepis, Lipocarpha). Ook het profylprobleem moet hier worden gesitueerd: de structureel-morfologische omschrijving die hier voor dit begrip wordt gehanteerd lost dit evenwel grotendeels op, door de inhoud van "profyl" op te splitsen in enkele onderdelen, als een orgaan van bladnaatuur, gelijkwaardig met een loofblad, of een bractea van een complexe aar, of een bractea van een enkelvoudige aar, of als een gluma van een aartje.

Een tweede probleem is dat van het vastleggen van de polariteit, welke toestand van een bepaald kenmerk de primitieve voorstelt en welke de meer geëvolueerde. Zelfs al kunnen we in veel gevallen de polariteit met enige waarschijnlijkheid korrekt bepalen, dan nog blijven twee mogelijke processen de situatie verduisteren, nl. het voorkomen van evolutieve omkeringen, en dat van divergente evolutie. Het eerste is vaak zeer moeilijk herkenbaar of geargumenteed aantoonbaar, het tweede is alleen problematisch wanneer diverse (relatief) geëvolueerde toestanden onderling worden vergeleken. In tabellen 7.1 tot 7.9 zijn een groot aantal kenmerken verenigd met aanduiding van wat hier als plesiomorfe (links) en apomorfe (rechts) toestand wordt beschouwd.

In punt 4 besloten ligt het belangrijkste technische discussiepunt, nl. de omschrijving van het begrip "synapomorfie", meer bepaald in de "eenmalige" ontwikkeling "binnen de groep onder studie". Beide partijen in de hoger vermelde discussie proberen om a.h.v. citaten uit HENNIG (1966) hun gelijk aan te tonen. En daar slagen ze wonderwel allebei in door selectief bepaalde passages niet te vermelden... HENNIG (1966: 146) heeft zich niet zeer duidelijk in een of andere zin uitgesproken, maar uit de door hem opgenomen voorbeelden, zoals i.v.m. het verschijnsel neopterie van bepaalde insekten, en uitvoerig geciteerd in CHURCHILL et al. (1985: 126), blijkt toch wel een eerder brede interpretatie van het begrip. Recent is ook DUNCAN (1986: 115-116, fig. 2) enigszins op zijn zeer radicale afwijzing teruggekeerd. Dit twistpunt is niettemin nog niet afgehandeld.

Zelfs indien het begrip "synapomorfie" door iedereen op dezelfde wijze zou worden omschreven, dan blijft nog een verder discussiepunt over. Bij de stap van het cladogram naar de konkrete klassifikatie worden vaak parafyletische groepen aanvaard als taxa van gelijke rang naast hun resp. afgesplitst gespecialiseerd monofyletisch taxon. HULL (1970: 28-29) en ASHLOCK (1971, 1972, 1974) wezen op het feit dat het begrip "monofyletische groep" bij de verschillende auteurs een andere betekenis heeft:

- 1) zeer breed, waarbij nog als monofyletisch wordt beschouwd een taxon, voortgekomen uit een ander taxon van lagere of gelijke rang (SIMPSON, gecit. in HULL 1970: 29); door de meeste auteurs wordt een dergelijk taxon evenwel als polyfyletisch beschouwd;
- 2) meer restrikt, zoals bij ASHLOCK (o.c.) die daarin opneemt zowel holofyletische (met alle afstammelingen van de meest recente gemeenschappelijke voorouder) als parafyletische (met niet alle afstammelingen etc.) groepen;

- 3) zeer nauw omschreven, zoals bij HENNIG (1966: 120-122, 146-146-147, fig. 45) die deze term voorbehoudt voor groepen die alle afstammelingen van de meest recente gemeenschappelijke voorouder omvatten. ASHLOCK (o.c. & 1984: 39-40) heeft erop gewezen dat hierdoor de klassieke opvatting over de monofyletische groep niet wordt gevolgd, en stelt daarom de term *holofyletische* groep voor ter aanduiding van de monofyletische groep *sensu* HENNIG.

Onafhankelijk van HENNIG is in de vijftiger jaren door WAGNER (1961) een zeer gelijkende analysetechniek ontwikkeld, die nu bekend staat als de Wagner Groundplan/Divergence (Wagner GPD)-methode. Deze was oorspronkelijk ontworpen als een didactisch middel om het verschijnsel fylogenese duidelijk en eenvoudig te kunnen voorstellen (WAGNER 1980: 175). Ze werd echter meteen in hoge mate geapprecieerd en zelfs toegepast nog voor ze effectief was gepubliceerd (FUNK & STUESSY 1978: 164). In feite betekent de Wagner GPD een wat bijzondere vorm van de cladistische analyse; daarom wordt ze nu ook beschouwd als een van de technische uitvoeringen ervan, maar toegegeven, eentje met een zeer grote uitbeeldingskracht.

In FUNK & STUESSY (1978) wordt een zeer lezenswaardig overzicht gegeven van de toen beschikbare technieken tot cladistische verwerking van taxonomische gegevens. Eerst worden deze typologisch verdeeld naar hun primaire doelstelling (maximale zuinigheid versus maximale kongruentie, waarbij hun voorkeur duidelijk naar de laatste categorie uitgaat). Daarna volgt een evaluatie van de waarde der diverse technieken voor de practiserende taxonoom, van zowel manueel uitvoerbare als van computergeassisteerde methodes, met referenties naar gepubliceerde uitgewerkte voorbeelden. Sindsdien zijn nog enige in dit opzicht interessante studies verschenen, zoals WAGNER (1980), DUNCAN (1980), MEACHAM (1981), JENSEN (1981), en nog een symposiumverslag door DUNCAN & STUESSY (1984). Konkreet gezien heb ik me hier helaas moeten beperken tot de trial and error methode van HENNIG, en enkele manuele berekeningen, gebaseerd op MEACHAM (1981). Dit is te wijten aan tijdsgebrek, dat op zijn beurt is veroorzaakt door een te laattijdig bewust worden van de grote waarde van de cladistische analysetechniek.

In de volgende schema's en bijhorende bespreking komen achtereenvolgens de 4 subfamilies aan bod, binnen elke subfamilie de tribus die daarin worden onderscheiden, en tenslotte binnen elke tribus de behandelde genera. Telkens wordt bij de gebruikte kenmerken aangegeven wat de m.i. plesiomorfe (links), resp. apomorfe (rechts) toestand is, en waar een -in de brede zin opgevatte- synapomorfie (zwarte cirkels) kon worden aangetoond. Zwarte vierkantjes stellen apomorfe kenmerktoestanden voor die we wellicht beter niet als synapomorfieën kunnen beschouwen, maar die toch gebruikt zijn omwille van hun nut bij het onderscheiden van het taxon in kwestie, vaak bij gebrek aan duidelijke échte synapomorfieën.

kenmerk	plesiomorf	apomorf
hoofdasinternodia	gestrekt	verkort
zijasinternodia	gestrekt	verkort
aartjes	talrijk	weinig
bloemgesteltype	pluim	(ten dele) corymbiform
"	pluim	Trilepis-type
"	pluim	bloeikolf
"	pluim	anthela
"	(ten dele) corymbiform	anthela
terminaal aartje	aanwezig	afwezig
involucrale bracteae	meerdere gelijke	1 veel groter
"	uitgespreid	rechttopstaand
"	bladachtig	sterk vergroot, overhangend
"	bladachtig	schubvormig
"	los van de hoofdas	vergroeid met de hoofdas
positie	terminaal	lateraal
"	terminaal	pseudolateraal
aaras	gestrekt	verkort
bracteae, stand	spiralig	distich

Tabel 7.2 : Aartje : plesiomorfe en apomorfe kenmerktoestanden

kenmerk	plesiomorf	apomorf
bractea/gluma	klein	groot
geslacht	2-slachtig	1-slachtig
aantal bloemetjes	veel	weinig
"	weinig	1
terminaal bloemetje	aanwezig	afwezig
glumae, stand	spiralig	distich
glumae, aantal	2 of meer	1
rachilla	langwerpig, smal	kort, verbreed
rachilla-internodia	kort	lang
"	onderling gelijk	onderling verschillend
"	niet gedifferentieerd	kurkachtig verdikt
rachilla vleugels	weinig ontwikkeld	goed ontwikkeld
rachilla	zonder basaal artikulatiepunt	met basaal artikulatiepunt
"	valt als geheel af	valt in stukjes uiteen
bloemetje, omhulling	door eigen gluma	door de hogere gluma
topresten	aanwezig	afwezig



Tabel 7.3 : Gluma en bloemetje : plesiomorfe en apomorfe kenmerktoestanden

kenmerk	plesiomorf	apomorf
profyl	aanwezig	afwezig
"	leeg	met zijtak
"	leeg	met bloemetje
glumae	onderling gelijk	onderling verschillend
"	afvallend	lang blijvend
"	vallen afzonderlijk af	vallen alle samen af
middennerf	gekiëld	geveugeld
"	gekiëld	afgerond
randen	vrij	vergroeid
binnenzijde	kaal	behaard
top	recht	teruggebogen
laagste gluma	open	vergroeid rond aartje
"	leeg of met rudimentaire zijas	fertiel
bloemetje, geslacht	2-slachtig	1-slachtig
bloemetje, delen	onregelmatige plaatsing en aantal	trimerie

Tabel 7.4 : Glumellae : plesiomorfe en apomorfe kenmerktoestanden

kenmerk	plesiomorf	apomorf
glumellae	aanwezig	afwezig
aantal	6	weinig
aantal	6	zeer veel
habitus	dun,hyalien, ongedifferentieerd laminair	gedifferentieerd op diverse wijzen (borstel- haarvormig, verdikt, verlengd,...)
"	borstelhaarvormig, ruw	sterk gedifferentieerd (verdikt,verlengd, glad,...)
beharing	kort gewimperd	lang gewimperd
onderlinge verhouding	(3 aan 3) gelijk	twee laterale groter, steviger,gekiëld
laterale glumellae	met meeldraad	zonder meeldraad
kiel van de laterale glumellae	gecilieerd	getand
vergroeiing	los	basaal vergroeid
verlenging	niet	groeien sterk uit

Tabel 7.5 : Androecium : plesiomorfe en apomorfe kenmerktoestanden

kenmerk	plesiomorf	apomorf
positie	onregelmatig patroon	trimeer patroon
aantal	3+3	3+0
"	3	2
"	3	1
"	3	10 of meer
"	10 of minder	meer dan 100
filamenta	verdrogen	verlengen na de bloei
"	niet gedifferentieerd	verkleven aan de top
antherae	geel	zwavelgroengeel

Tabel 7.6 : Gynoecium : plesiomorfe en apomorfe kenmerktoestanden

kenmerk	plesiomorf	apomorf
stijltakken	3	2
"	3	6
"	3	meer dan 6
stigmata	zonder bijzondere papillen	met ringvormig ingesnoerde papillen
"	niet opvallend behaard	dik wollig
stijlbasis	niet verdikt	verdikt
"	afvallend	blijvend
"	niet geartikuleerd	geartikuleerd
"	konisch	knotsvormig
vruchtje,basis	zonder hypogynium	met hypogynium
vruchtje	niet gesteeld	gesteeld
"	niet gevleugeld	gevreugeld
"	niet verdikt	kurkachtig verdikt

Tabel 7.7 : Embryo : plesiomorfe en apomorfe kenmerktoestanden

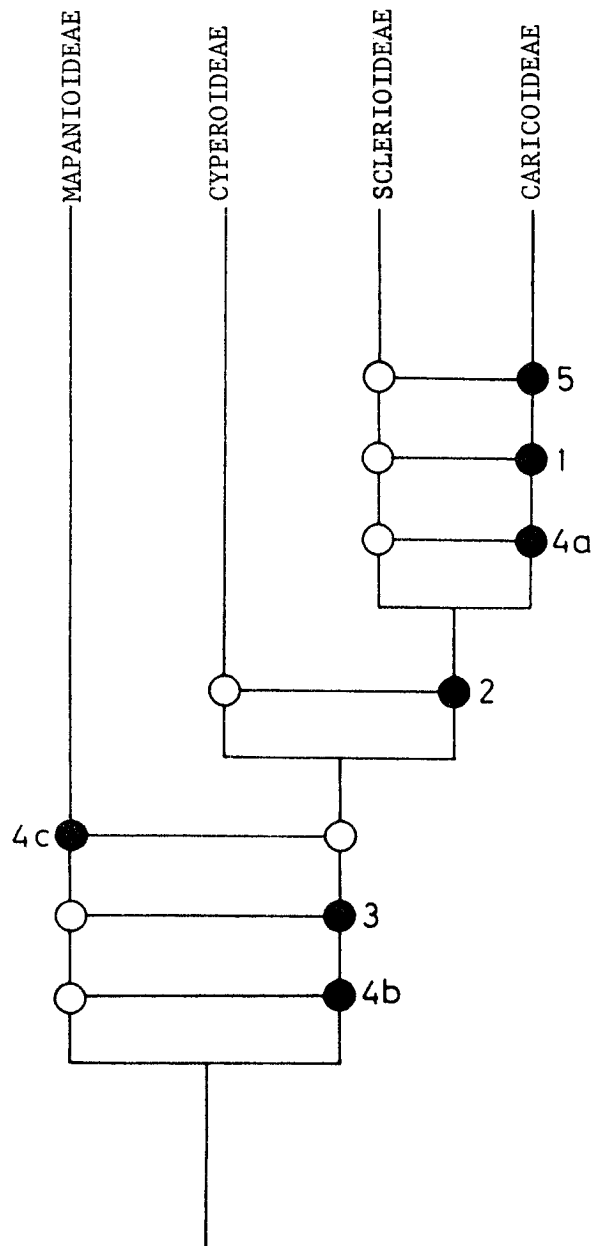
kenmerk	plesiomorf	apomorf
diverse onderdelen	weinig ontwikkeld	goed ontwikkeld
kotyl	niet verbreed	sterk verbreed
wortelkapaanleg	basaal	(sub)lateraal
plumula	lateraal	(sub)basaal
kiemspleet	dwars op bl	evenwijdig aan bl
wortelkapaanleg	zonder insnoering (boven of onder)	met insnoering (boven of onder)
type	Carex	andere types
"	Schoenus	Fimbristylis
"	Fimbristylis	Schoenoplectus
"	Fimbristylis	Eleocharis
"	Schoenoplectus	Bolboschoenus
"	Eleocharis	Websteria
"	Fimbristylis	Bulbostylis
"	Fimbristylis	Tylocarya
"	Cyperus	Ficinia

Tabel 7.8 : Stengel en blad : plesiomorfe en apomorfe kenmerktoestanden

kenmerk	plesiomorf	apomorf
rizoom	matig ontwikkeld	lang, sterk ontwikkeld
caudex	niet ontwikkeld	ontwikkeld
knopen + bladeren	verspreid langs de stengel	basaal samen
bladeren	verspreid langs de stengel	in schijnkransen langs de stengel
bladstand	spiralig	distich
vertakkingen	weinig of niet	sterk ontwikkeld
septa	zonder	met
stengeltop	met een gereduceerd aartje	zonder gereduceerd aartje
lamina	goed ontwikkeld	gereduceerd
bladschede	gesloten	open
"	verwerend	blijvend als vezels
- ,bovenrand	zonder bijzondere haren	met lange haren
ligula	aanwezig	afwezig

Tabel 7.9 : Diverse gegevens : plesiomorfe en apomorfe kenmerktoestanden

kenmerk	plesiomorf	apomorf
levensvorm	doorlevend	eenjarig
habitus	kruidachtig	struikvormig
geslacht van de plant	1-huizig of 2-slachtig	2-huizig
basikarpie	niet ontwikkeld	goed ontwikkeld
fenegriekgeur	niet aanwezig	aanwezig
anatomie	eucyperoïd	chlorocyperoïd
"	eucyperoïd	fimbristylidoïd
parasitisme door Ustilaginales	Cintractia	Anthracoidea
areaal	(sub)tropisch	holarctisch
"	pantropisch	beperkt tot 1 of 2 kontinenten



Cladogram Cyperaceae

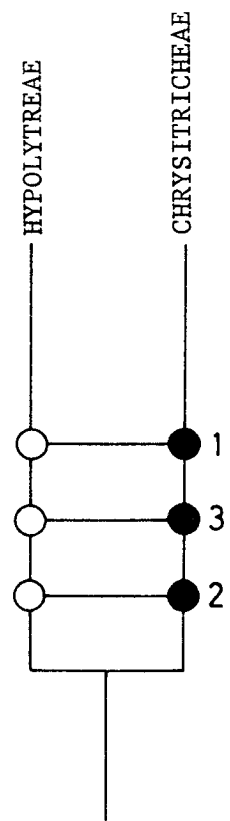


## Cyperaceae

Vier subfamilies kunnen in principe eenvoudig worden onderscheiden, a.h.v. de volgende kenmerken.

1. Aartjesprofyl: leeg of axilleert een zijas — draagt een vrouwelijk bloemetje.
2. Geslacht van de bloemetjes: tweeslachtig — eenslachtig.
3. Positie en aantal van de bloeddelen: onregelmatig patroon en aantal — trimeer patroon.
- 4a. Glumellae: aanwezig (soms potentieel of rudimentair) — verdwenen.
- 4b. Glumellae, bouw: dun, hyalien, ongedifferentieerd laminair — gedifferentieerd (borstelhaarvormig, verdikt, verlengd, opgedeeld,...).
- 4c. Glumellae, verhouding: onderling gelijk, of drie aan drie verschillend — laterale groter en steviger dan de andere, meestal gekield.
5. Parasitisme: geparasiteerd door diverse Ustilaginales, maar niet door Anthracoidea — geparasiteerd door Anthracoidea.

Uit dit schema met de hier aangegeven kenmerken blijkt dat de Cyperoideae en Sclerioideae beide een parafyletische groep voorstellen. Vooreerst heb ik weinig bezwaren tegen een taxonomische erkenning van dergelijke taxa. Tweedens is het best mogelijk dat ik hier gegevens over het hoofd heb gezien of dat nieuw te ontdekken kenmerken wél synapomorfieën zullen opleveren. Er moet niettemin worden opgemerkt dat de diversiteit binnen deze twee subfamilies (veel) groter is dan bij de merkwaardig homogene Mapanioideae of de Caricoideae; het nog opduiken van synapomorfieën lijkt me daarom niet zeer waarschijnlijk.



Cladogram A. Mapanioideae

A. Mapanioideae

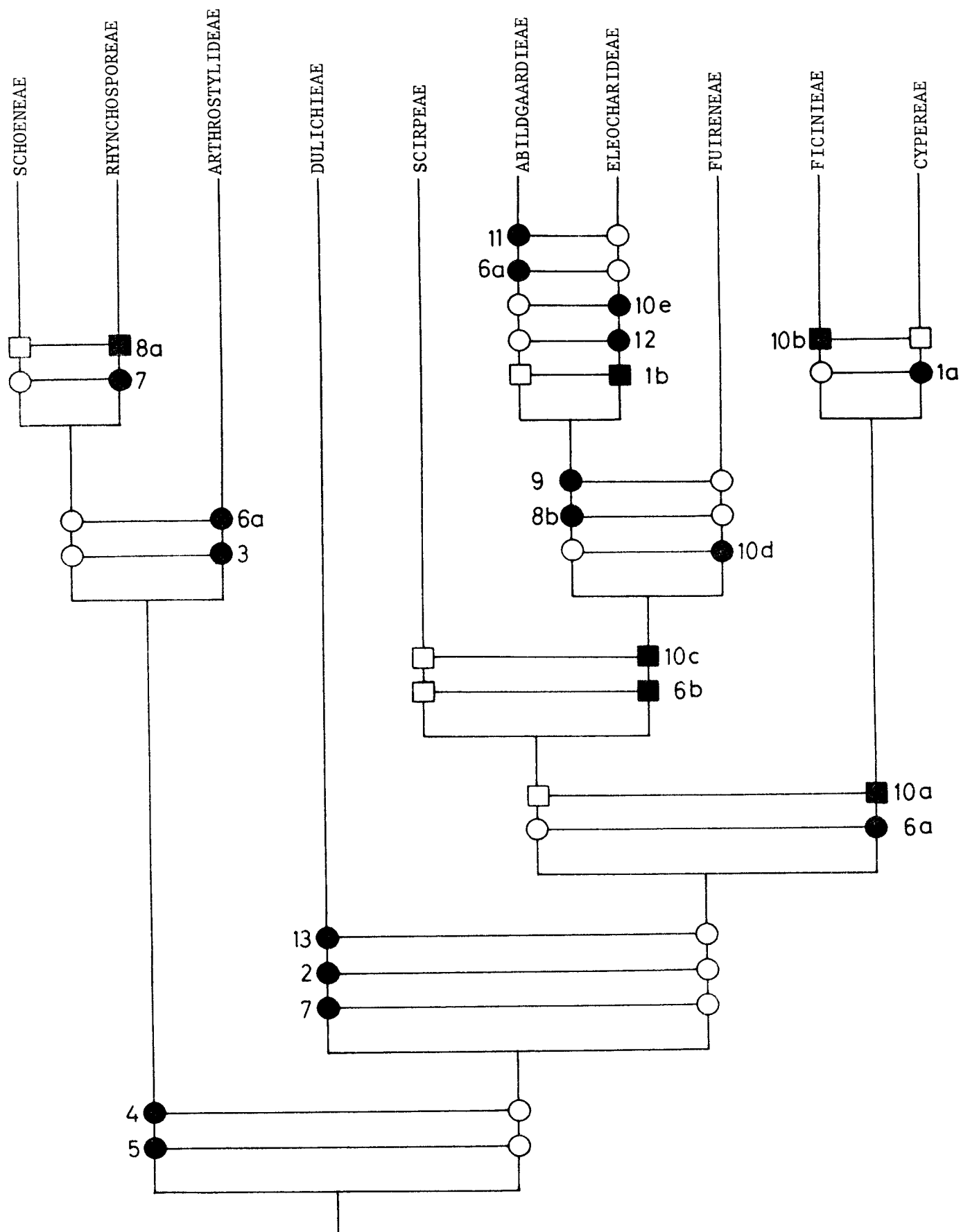
Deze subfamilie wordt in twee tribus onderverdeeld, op eerder zwakke gronden en met argumenten die eerder tendenzen voorstellen dan klaar afgebakende verschillen. Misschien zijn hier parallel ontwikkelde hoger geëvolueerde genera tot de Chrysitricheae verenigd, maar het voordeel van de twijfel laat ik in de andere zin spelen...

1. Bloemgestel: met talrijke aartjes, overvloedig bloeiend — met (zeer) weinig aartjes, beperkt bloeiend.
2. Embryo: Juncus- en Carex-type — Schoenus- of meer gedifferentieerde types.
3. Bladeren: groot, breed, met goed ontwikkelde lamina — sterk gereduceerd tot katafyllen, zonder of met zwak ontwikkelde lamina.

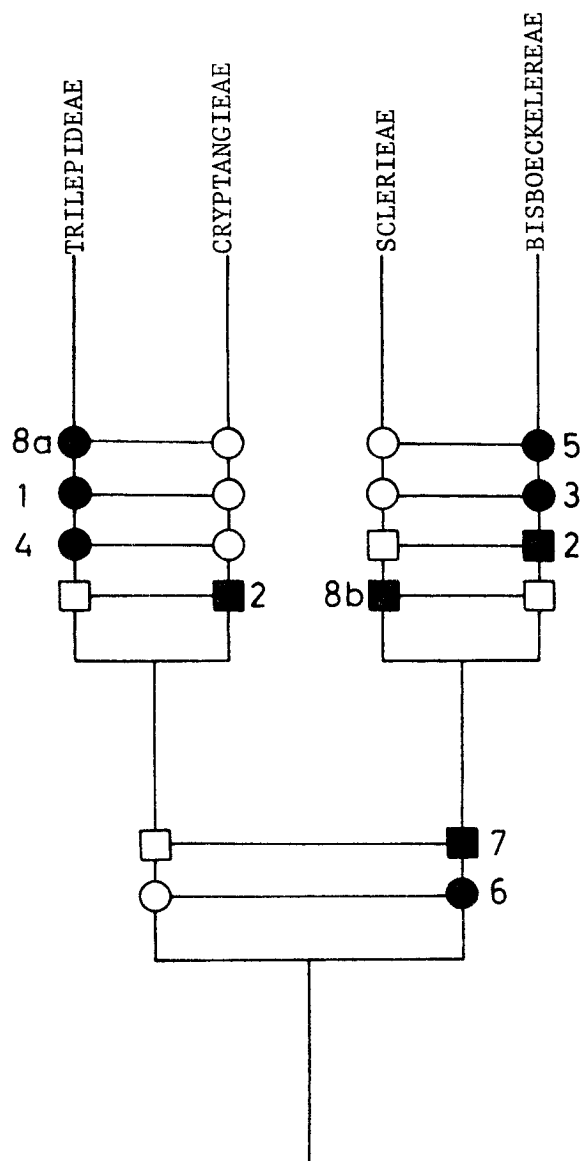
B. Cyperoideae

Dit is een wat heterogene subfamilie die hier slechts door een symplesiomorfie wordt omschreven en niet meer dan een parafyletisch taxon voorstelt. Van de 10 tribus die worden erkend, zijn er weer twee, Scirpeae en Schoeneae, die "restgroepen" voorstellen, zonder synapomorfieën, zonder opvallende gemeenschappelijke kenmerken voor hun genera. Wellicht schort nog een en ander aan de hen hier toegekende inhoud en omschrijving.

- 1a. Bloemgestel: paniculaat, of verdicht hoofdjesvormig — anthela.
- 1b. Bloemgestel: anthela — gereduceerd tot 1 aartje.
2. Aartjesprofyl: leeg, of met een zijas — draagt een tweeslachtig bloemetje.
3. Glumae: vallen afzonderlijk af — vallen alle samen af, elkaar omhullend.
4. Bloemetjes, aantal: veelbloemige aartjes met in principe elke gluma fertiel — armbloemige aartjes met vaak slechts twee bloemetjes, waarvan 1 fertiel.

Cladogram B. Cyperoideae

5. Bloemetjes, axilleren: elke gluma draagt duidelijk haar eigen bloemetje — door omhulling van het bloemetje door de flanken van de hogere gluma lijkt deze laatste het bloemetje te axilleren.
- 6a. Glumellae: aanwezig — verdwenen.
- 6b. Glumellae: ongedifferentieerd borstelhaarvormig — gespecialiseerd laminair of gereduceerd.
7. Stijltakken: 3 — 2.
- 8a. Stijlbasis: niet verdikt, afvallend — verdikt, blijvend.
- 8b. Stijlbasis: niet geartikuleerd, niet verdikt — wel geartikuleerd, wel verdikt.
9. Stigmata: zonder bijzondere papillen — met ringvormig ingesnoerde papillen.
- 10a. Embryo: weinig gedifferentieerd — Cyperus-type.
- 10b. Embryo: Cyperus-type — Ficinia-type.
- 10c. Embryo: weinig gedifferentieerd — Fimbristylis-type.
- 10d. Embryo: Fimbristylis-type — Schoenoplectus-type.
- 10e. Embryo: Fimbristylis-type — Eleocharis-type.
11. Anatomie: eucyperoïd — fimbristylidoïd.
12. Bladeren: met goed ontwikkelde lamina — gereduceerd tot een hyaliene bladschede.
13. Areaal: (ten dele) tropisch — holarctisch.



Cladogram C. Sclerioideae

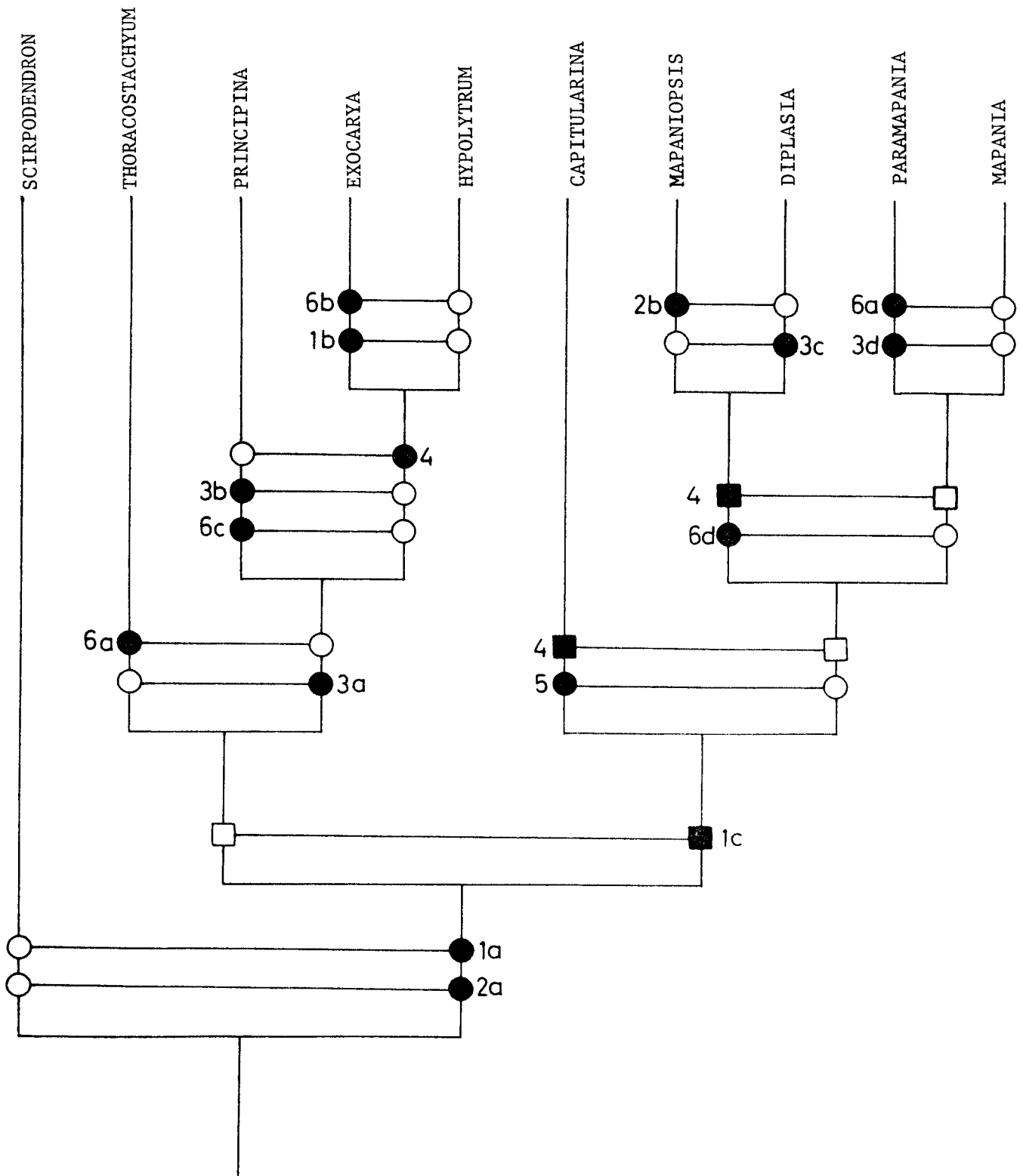
C. Sclerioideae

Zoals reeds vermeld is ook deze subfamilie niet door de apomorfe toestand van een of ander kenmerk te omschrijven, en lijkt ze een parafyletische groep. Niettemin zijn de 4 onderscheiden tribus min of meer samenhangend en werden ze vroeger vaak alle samen tot de Sclerieae s.l. verenigd.

1. Bloemgestel: paniculaat — Trilepis-type.
2. Aartjes: tweeslachtig — eenslachtig.
3. Aartjesrachilla: topresten aanwezig — topresten afwezig.
4. Glumae: spiralig — distich.
5. Mannelijk bloemetje: 3 meeldraden — 1 meeldraad.
6. Glumellae: aanwezig — verdwenen.
7. Bekervormige discus aan de voet van het gynoecium: niet ontwikkeld — goed ontwikkeld.
- 8a. Embryo: Carex-type — Trilepis-type.
- 8b. Embryo: Carex-type — Fimbristylis-type.

D. Caricoideae

Aangezien alle genera hier in 1 tribus Cariceae worden ondergebracht, is een bespreking hier niet zinvol, en wordt verwezen naar tribus 17. Cariceae.

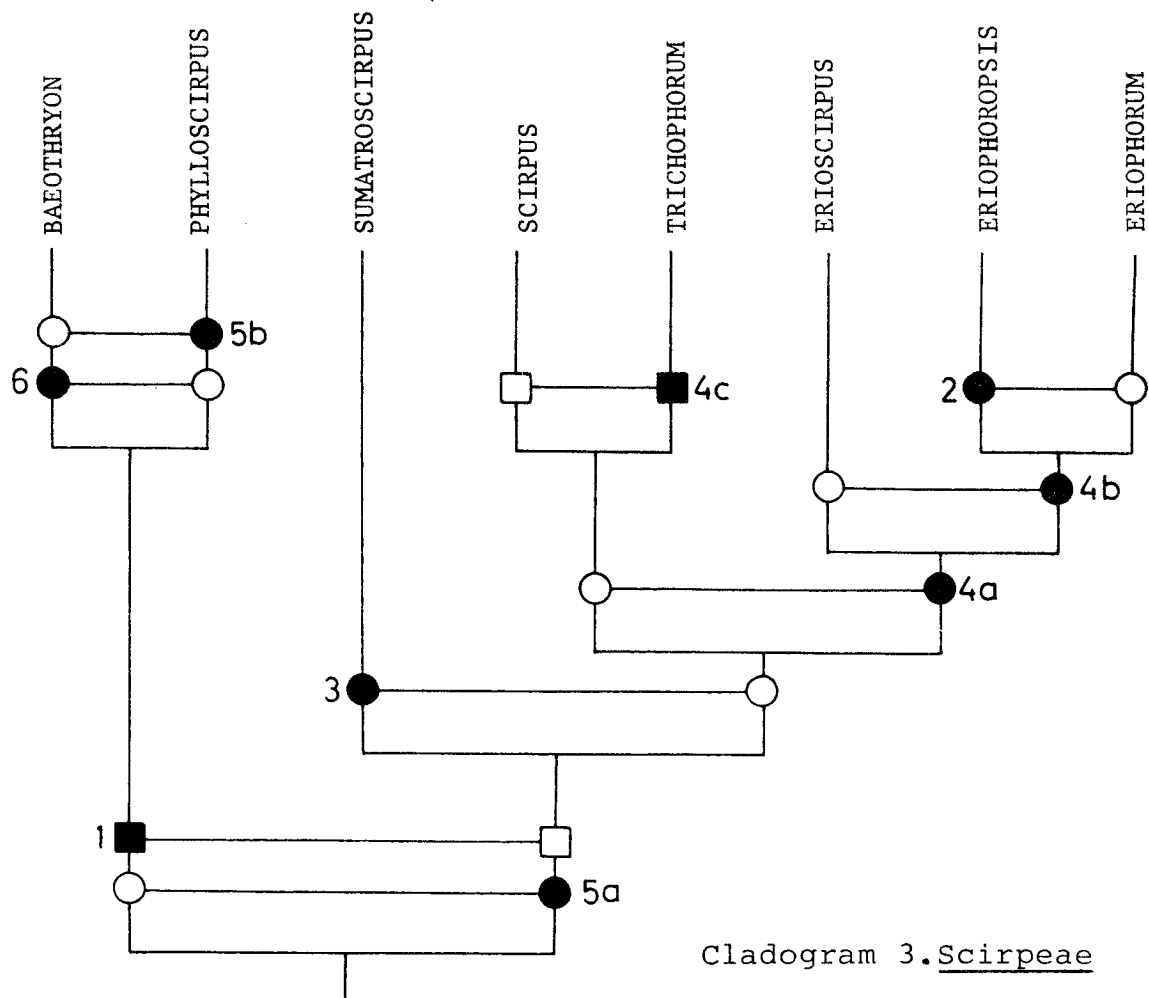
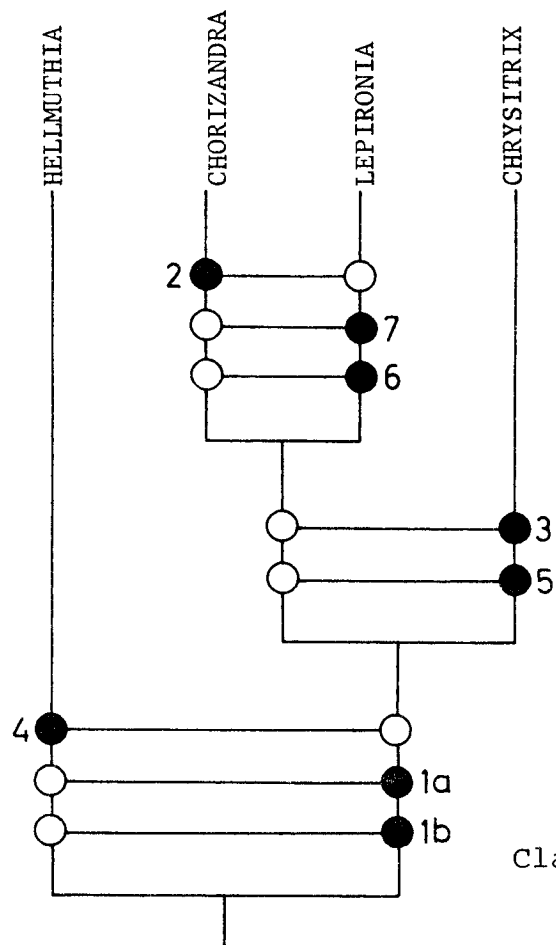
Cladogram 1. Hypolytreae



1. Hypolytreae

Deze tribus is opgebouwd uit twee grotere en eerder heterogene genera, Hypolytrum en Mapania (zonder synapomorfie!) en verder uit enige hiervan af te leiden kleinere, min of meer gespecialiseerde afsplitsingen, met uitzondering van de zeer oorspronkelijke Scirpodendron. De genusafbakening staat nog niet helemaal op punt: de variabiliteit inzake bloemetjesbouw van de soorten is meestal groter dan men aanneemt, en is daarenboven door het eerder geringe materiaalaanbod moeilijk te bestuderen.

- 1a. Bloemgestel: volledig pluimvormig — met corymbiforme deelbloemgestellen.
- 1b. Bloemgestel: met corymbiforme deelbloemgestellen — anthe-  
la.
- 1c. Hoofdasinternodia: min of meer gestrekt — zeer kort.
- 2a. Aartje, terminale bloemetjes: aanwezig — afwezig.
- 2b. Aartjes: groot — klein.
- 3a. Glumellae, aantal: 6 — 2, 3 of 4.
- 3b. Glumellae, vergroeiing: niet of ten dele — buisvormig.
- 3c. Laterale glumellae: met meeldraad — zonder meeldraad.
- 3d. Laterale glumellae, kiel: gecilieerd — getand.
- 4. Stijltakken: 3 — 2.
- 5. Stengel: niet gesepteerd — gesepteerd.
- 6a. Areaal: pantropisch — SE. Aziatisch en Pacifisch.
- 6b. Areaal: pantropisch — Australië en Nieuw-Guinea.
- 6c. Areaal: pantropisch — Westafrikaans.
- 6d. Areaal: pantropisch — Zuidamerikaans.



## 2. Chrysitricheae

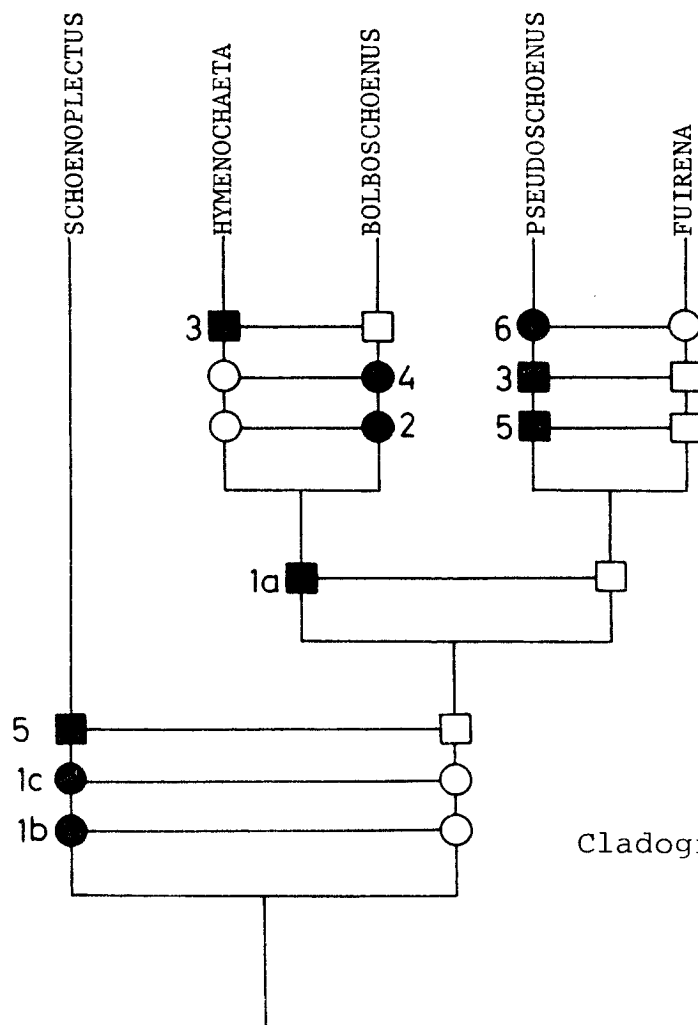
In deze tribus worden enige mapanioïde genera samengebracht, die zelf onderling nog ver uiteen zijn geëvolueerd.

- 1a. Bloemgestel: enkele aartjes — 1 aartje.
- 1b. Involucrale bracteae: meerdere, uitgespreid — 1, opgericht.
- 2. Aartjesrachilla: langwerpig, smal — kort, verbreed.
- 3. Aantal bloemetjes: enkele tot veel — 1, zelden 2.
- 4. Meeldraden: onregelmatig patroon — trimeer patroon.
- 5. Aantal meeldraden: minder dan 10 — zeer veel.
- 6. Stijltakken: 3 — 2.
- 7. Embryo: Schoenus-type — Fimbristylis-type.

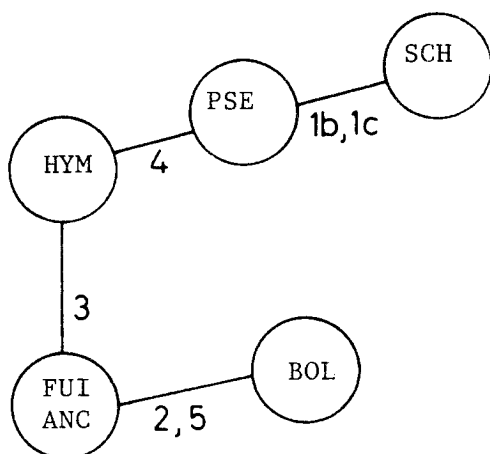
## 3. Scirpeae

Deze tribus situeren we bij de basis van de cyperoïde lijn, evenwel zonder duidelijke synapomorfieën. De groep lijkt dan ook wat heterogeen, en moet wellicht nog wat worden uitgezuiverd.

- 1. Bloemgestel: anthela — sterk verarmd en samengetrokken.
- 2. Aantal meeldraden: 3 — 1.
- 3. Filamenta: verschrompelen — verlengen na de bloei.
- 4a. Glumellae, aantal: (3)6 — meer.
- 4b. Glumellae: ruw — glad.
- 4c. Glumellae: groeien weinig uit — verlengen sterk na de bloei.
- 5a. Embryo: Carex-type — Fimbristylis-type.
- 5b. Embryo: Carex-type — Schoenus-type.
- 6. Lamina: goed ontwikkeld — gereduceerd.



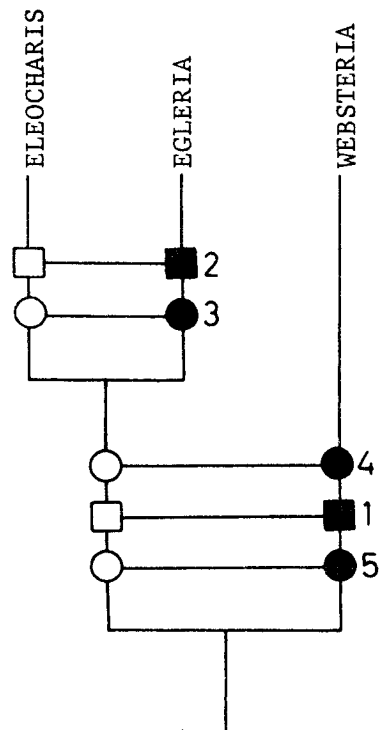
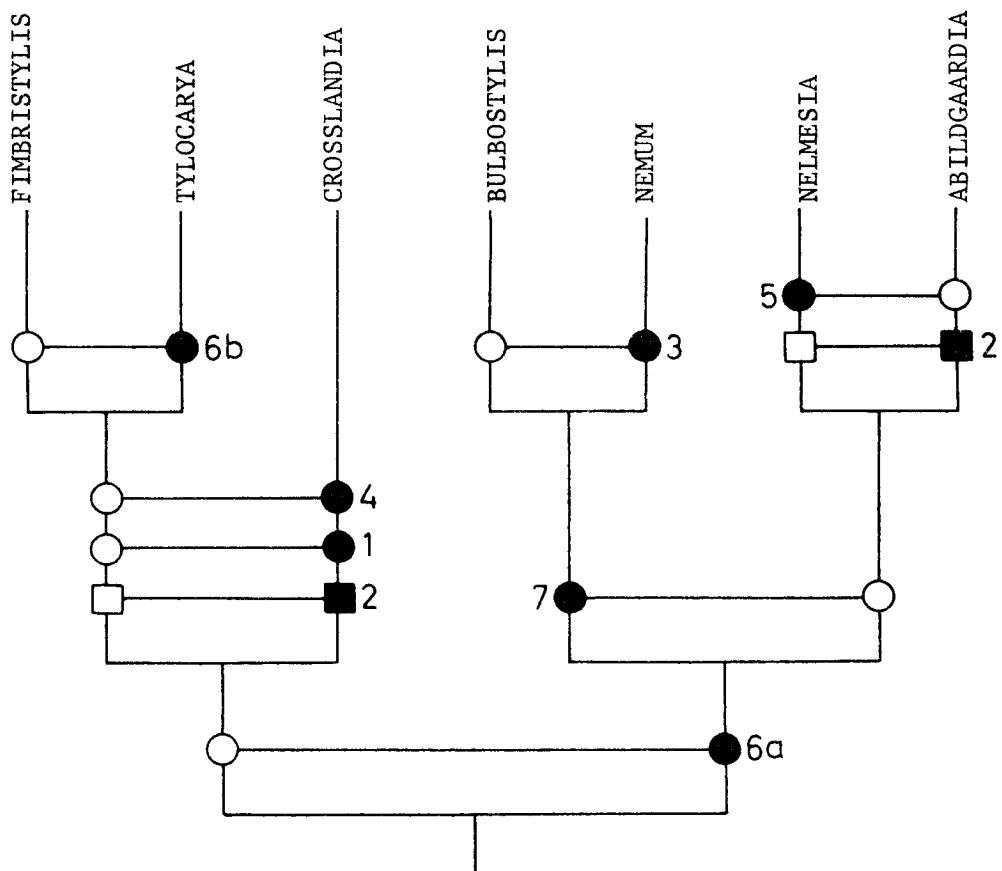
Fuiireneae  
 character compatibility analysis  
 volgens MEACHAM (1981)



4. Fuireneae

Vijf goed herkenbare en duidelijk af te grenzen genera vormen deze tribus. De problemen duiken pas op bij de rekonstruktie van de fylogenese, door de aanwezigheid van twee niet-kongruente en hier belangrijk geachte transformatiereeksen: de evolutie van pluim naar anthela, en van een bebladerde naar een bladloze stengel; ook een minder belangrijke evolutie, de reductie van de lamina is niet-kongruent met beide. Deze incompatibiliteiten zorgen ervoor dat de met de methode van MEACHAM (1981) opgestelde fylogenese niet overeenkomt met de onze, waarbij gebruik is gemaakt van afgewogen kenmerken.

- 1a. Bloemgestel: panicula — anthela.
- 1b. Bloemgestel: enkele gelijkende involucrale bracteae — één veel sterker ontwikkeld dan de andere.
- 1c. Bloemgestel: terminaal — pseudolateraal.
- 2. Embryo: Schoenoplectus-type — Bolboschoenus-type.
- 3. Positie van de bladeren: verspreid langs de stengel — basaal.
- 4. Ligula: aanwezig — verdwenen.
- 5. Lamina: goed ontwikkeld — gereduceerd.
- 6. Areaal: (sub)tropisch — Zuidafrikaans.

Cladogram 5. EleocharideaeCladogram 6. Abildgaardieae

5. Eleocharideae

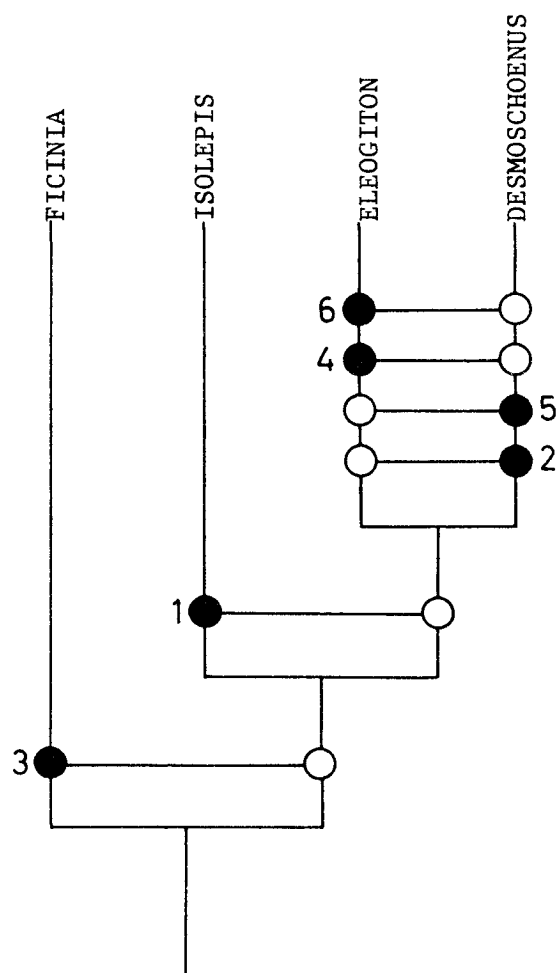
In deze kleine tribus zijn de drie genera (waarvan 2 monotypisch) vrij makkelijk uiteen te houden.

1. Aartje: veelbloemig — eenbloemig.
2. Laagste gluma: steriel — fertiel.
3. Laagste gluma: open — schedevormig vergroeid rond het aartje.
4. Embryo: Eleocharis-type — Websteria-type.
5. Stengeltop: met gereduceerd aartje — zonder gereduceerd aartje.

6. Abildgaardieae

Door het unieke anatomisch kenmerk (het fimbristylidoïde type) wordt deze tribus prachtig afgebakend. De genera zelf zijn ook vrij eenvoudig te herkennen, hoewel het makromorfologisch onderscheid tussen Fimbristylis, Abildgaardia en Bulbostylis wat problematisch lijkt. Niettemin kunnen we enige goed bruikbare kenmerken aangeven.

1. Basale aartjes: weinig ontwikkeld en gedifferentieerd ——— sterk ontwikkeld en gedifferentieerd.
2. Glumastand: spiralig — distich.
3. Glumae: afvallend — lang blijvend.
4. Bloemetjes: tweeslachtig — eenslachtig.
5. Adaxiaal schubje bij het bloemetje: afwezig — aanwezig.
- 6a. Embryo: Fimbristylis-type — Bulbostylis-type.
- 6b. Embryo: Fimbristylis-type — Tylocarya-type.
7. Bovenrand bladschede: zonder bijzondere haren — met (zeer) lange, witte haren.



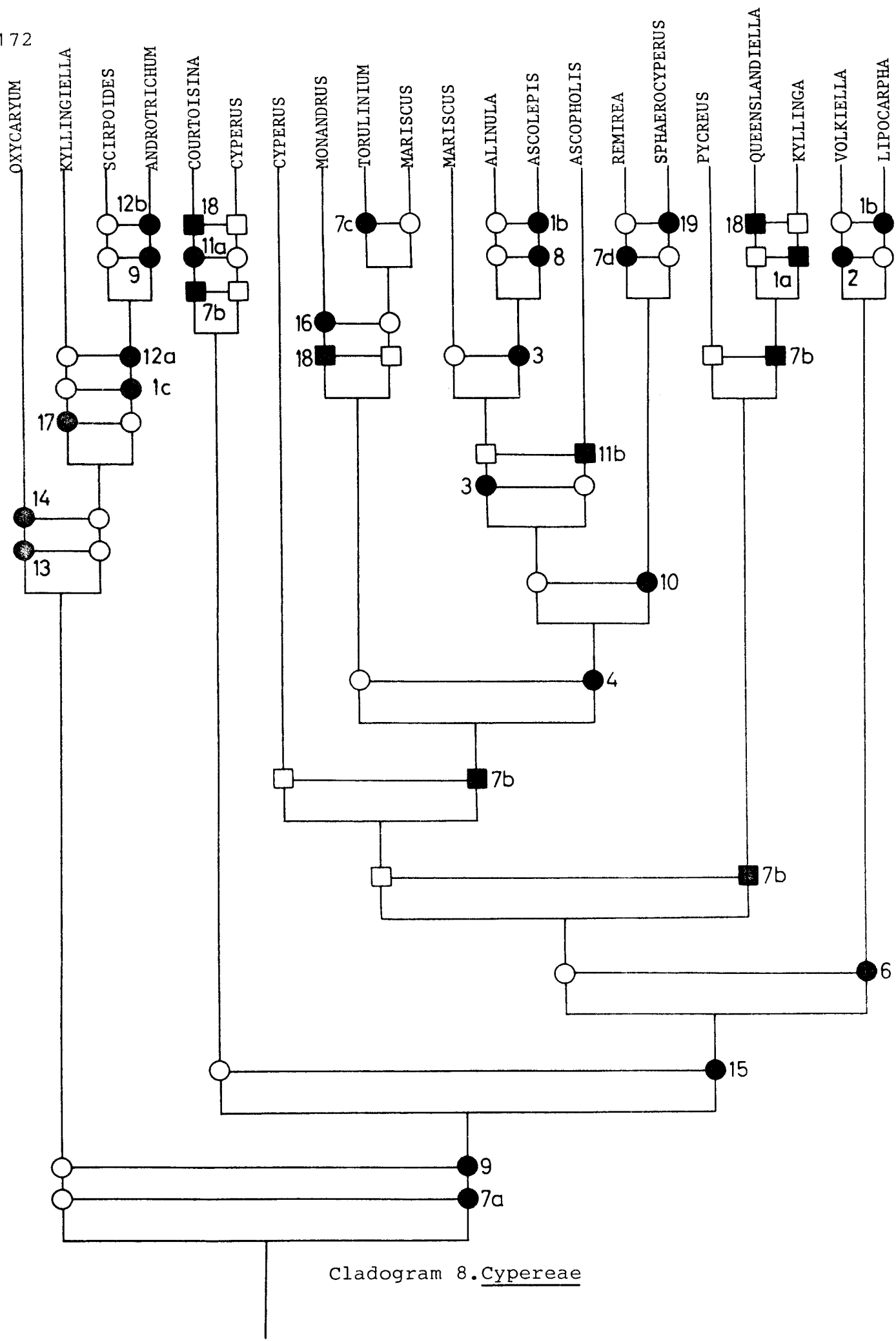
Cladogram 7. Ficinieae



7. Ficinieae

Deze tribus vertoont vrij dichte affiniteiten met de Cypereae, en is er soms moeilijk van te onderscheiden, o.a. door het voorkomen van overgangsvormen in bvb. Scirpoides. De vier ingesloten genera zijn in principe eenvoudig te herkennen, behalve bij enkele soorten die een zwak ontwikkeld hypogynium vertonen en waar de toewijzing tot Ficinia of Isolepis voorlopig eerder arbitrair verloopt.

1. Bloemgestel: terminaal — pseudolateraal.
2. Primaire bracteae: los van de hoofdas — ten dele vergroeid met de hoofdas.
3. Hypogynium: afwezig — goed ontwikkeld.
4. Rizoom: kort, matig ontwikkeld — lang uitgegroeid en sterk ontwikkeld.
5. Areaal: Oude Wereld — Nieuw-Zeeland.
6. Habitus: landplant — ten dele drijvende waterplant of amfibische plant.

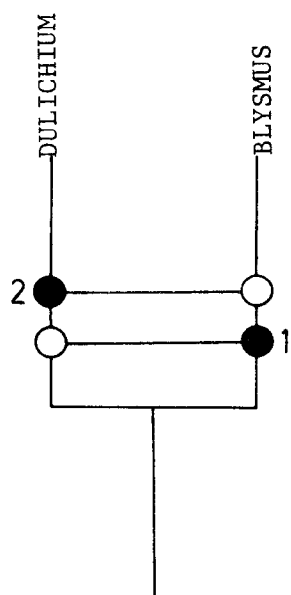


Cladogram 8. Cypereae

## 8. Cypereae

In deze grote tribus met zijn groot aantal genera is de situatie niet eenvoudig op te helderen. Een poging daartoe is ondernomen, maar het resultaat moet als voorlopig worden beschouwd. Het grootste probleem wordt gevormd door "Mariscus", waarvan de wellicht polyfyletische omschrijving nog niet duidelijk in zijn meer homogene geledingen kan worden opgesplitst. Om het schema overzichtelijk te houden, zijn de niet-erkende maar wel afzonderlijk besproken genera niet opgenomen.

- 1a. Bloemgestel: open anthela — dicht samengetrokken.
- 1b. Bloemgestel: met terminaal aartje — zonder terminaal aartje.
- 1c. Bloemgestel: terminaal — pseudolateraal.
- 2. Bracteastand: spiralig — distich.
- 3. Aaras: gestrekt — zeer kort.
- 4. Aartje: veelglumig en veelbloemig — armglumig en armbloemig.
- 5. Glumae, aantal: 2 of meer — 1.
- 6. Aartjesbractea/gluma: klein — groot.
- 7a. Rachilla: internodia kort — gestrekt.
- 7b. Rachilla: zonder basaal artikulatiepunt — mét basaal artikulatiepunt.
- 7c. Rachilla: valt als geheel af — valt in eenbloemige stukjes uiteen.
- 7d. Rachilla: ongedifferentieerd — ten dele kurkachtig verdikt.
- 8. Aartjesprofyl: aanwezig — afwezig.
- 9. Glumastand: spiralig — distich.
- 10. Glumae, differentiatie: onderling gelijk — onderling verschillend.

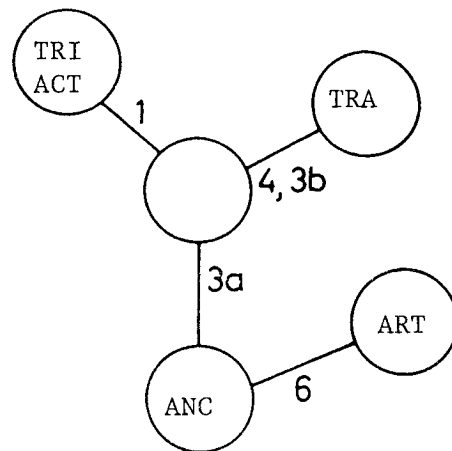
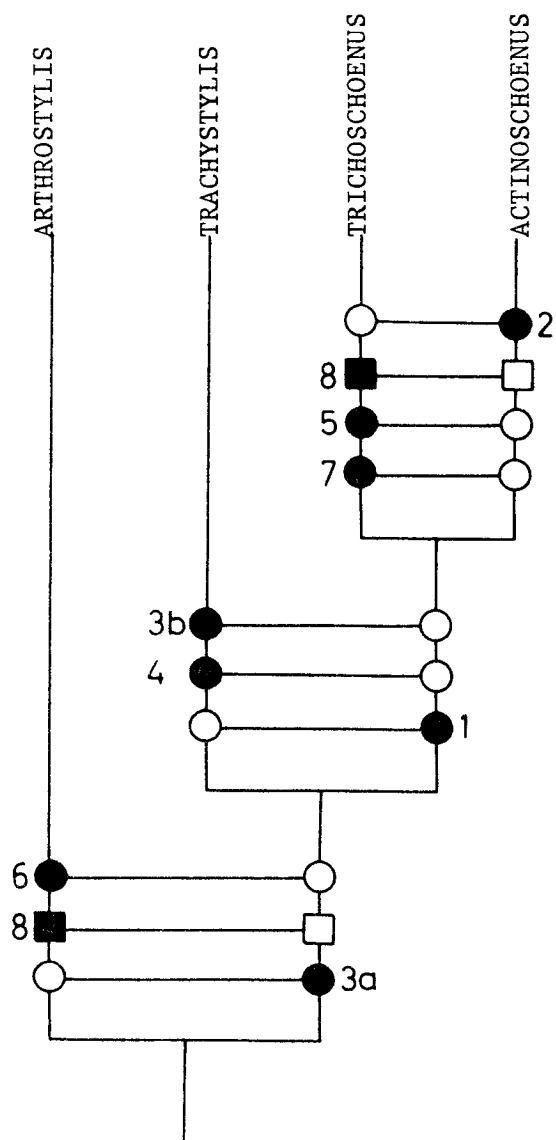
Cladogram 9. Dulichieae

- 11a. Glumae, middennerf: niet gevleugeld — gevleugeld.
- 11b. Glumae, randen: los — vergroeid.
- 12a. Filamenta: kort — verlengd na de bloei.
- 12b. Filamenta: weinig verlengd — sterk verlengd.
- 13. Stijltakken: 3 — 2.
- 14. Vruchtwand: niet bijzonder verdikt — sterk kurkachtig verdikt.
- 15. Anatomie: eucyperoïd — chlorocyperoïd.
- 16. Levensvorm: doorlevende plant — eenjarige.
- 17. Laagste bladscheden: snel verwerend — lang blijvend als lichtbruine vezels.
- 18. Fenegriek geur: afwezig — aanwezig.
- 19. Areaal: pantropisch — zuidelijk Afrika.

## 9. Dulichieae

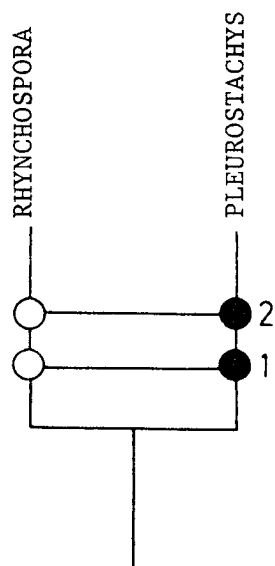
Voor deze tribus is de plaats van aansluiting met de andere Cyperoideae wat onzeker, maar omwille van het Carex-embryotype met een brede kiemspleet lijkt een rhynchosporoïde affiniteit meest voor de hand liggend. De twee opgenomen en aanvaarde genera zijn eenvoudig herkenbaar.

- 1. Bloemgestel: open pluimvormig — samengetrokken aarvormig.
- 2. Glumastand: spiralig — distich.



Arthrostylidae  
character compatibility analysis  
volgens MEACHAM (1981)

Cladogram 10. Arthrostylidae



Cladogram 11. Rhynchosporae

### 10. Arthrostylideae

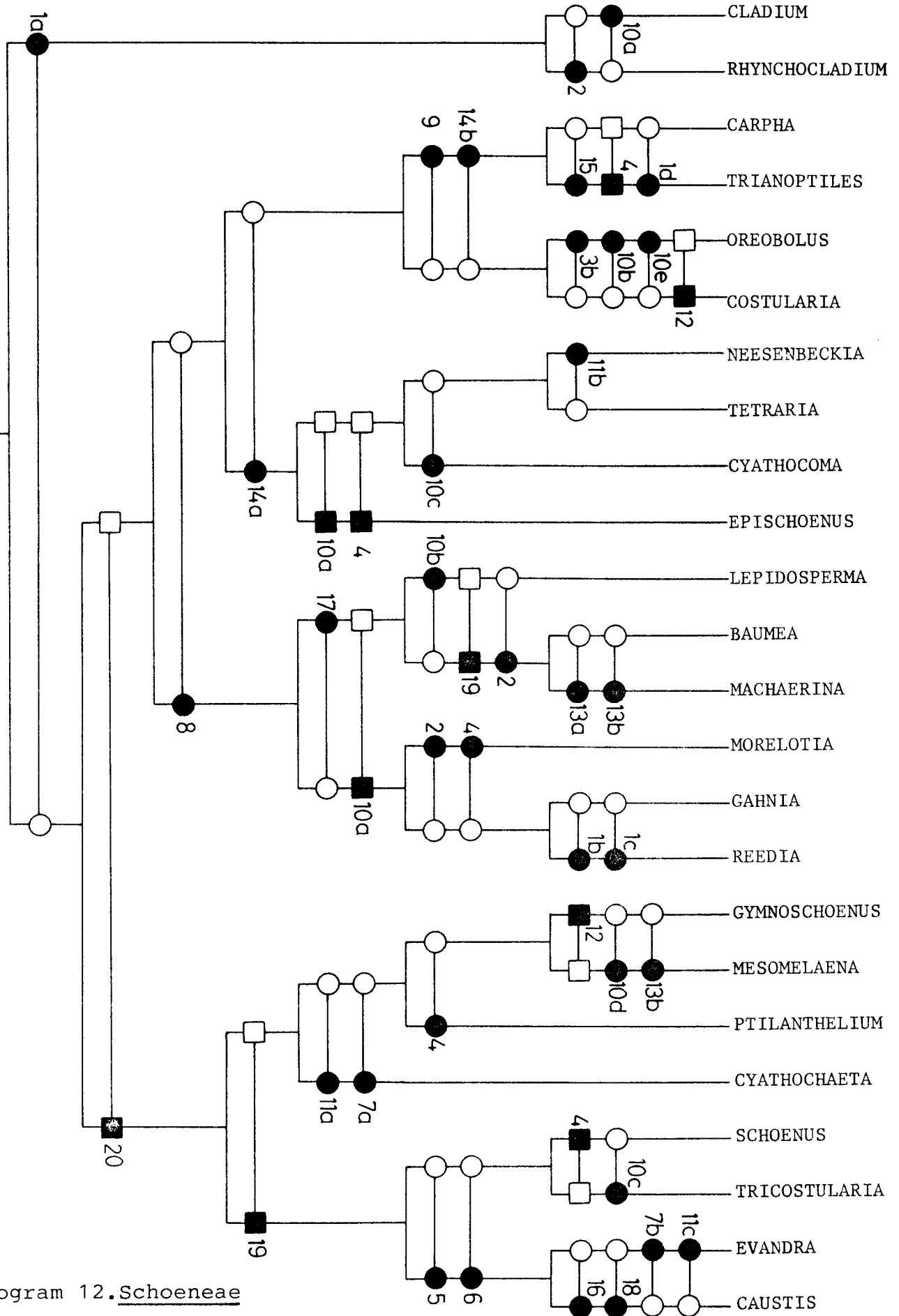
Deze kleine tribus bevat slechts enkele soortenarme genera, die ondanks hun duidelijke samenhang toch goed van elkaar zijn te differentiëren. De analyse volgens MEACHAM (1981) leverde een gelijk resultaat op. Alleen de twee hoogst geëvolueerde genera, Trichoschoenus en Actinoschoenus worden daar niet uiteen gehaald, doordat een van de gebruikte kenmerken (laminareduktie) niet compatibel blijkt met de andere, en in de analyse niet wordt gebruikt.

1. Glumastand: spiralig — distich.
2. Rachillavleugels: weinig ontwikkeld — goed ontwikkeld.
- 3a. Aantal meeldraden: 6 — 3.
- 3b. Aantal meeldraden: 3 — 2.
4. Stijltakken: 3 — 2.
5. Stijlbasis: afvallend — blijvend.
6. Stijltakken, beharing: kort, weinig opvallend — dik, wollig.
7. Embryo: Carex-type — Schoenus-type.
8. Lamina: goed ontwikkeld — gereduceerd.

### 11. Rhynchosporeae

Deze tribus wordt hier als hoog geëvolueerd beschouwd; de concentratie aan diversiteit en soorten in Zuid-Amerika is merkwaardig, een van beide genera is er trouwens endemisch.

1. Glumae: vrij groot, eerder smal, gekield — klein, ovaal, met ronde rug.
2. Glumellae: ruw borstelhaarvormig — alopecuroid.

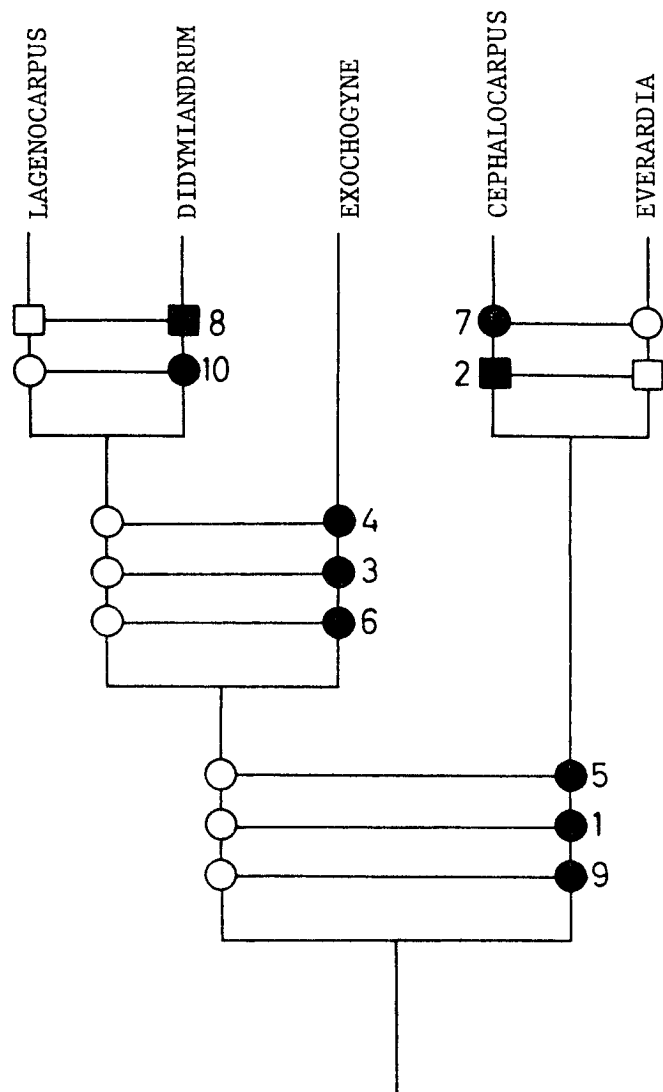
Cladogram 12. Schoeneae



12. Schoeneae

Ook voor deze tribus is gepoogd om de fylogenese te rekonstrueren, ondanks de vele onzekerheden en onduidelijkheden die we hierbij nog ontmoetten. De netvormige verwantschapsrelaties die we nu menen te herkennen, zijn wellicht althans voor een deel te verklaren door konvergente ontwikkelingen van soorten uit niet direkt verwante genera. Het herkennen hiervan is echter niet eenvoudig, vooral doordat geen enkel kenmerk opvalt door haar "bruikbaarheid", door haar absolute korrelatie met enig ander kenmerk. Dit schema moet derhalve -het weze benadrukt- als zéér voorlopig worden beschouwd, het dient eerder om de gedachten te fixeren dan als voorstelling van de fylogenese. De oplossing van deze problemen moet letterlijk en figuurlijk in Australië worden gevonden!

- 1a. Deelbloemgestellen: paniculaat — corymbiform.
- 1b. Bloemgestel: paniculaat — bloeikolf.
- 1c. Bloemgestel: involucrale bracteae bladachtig — involucrale bracteae sterk vergroot, omgebogen.
- 1d. Basikarpie: niet ontwikkeld — aanwezig.
- 2. Glumastand: spiralig — distich.
- 3a. Aartje: veelbloemig — armbloemig.
- 3b. Aartje: armbloemig — eenbloemig.
- 4. Rachilla-internodia: alle gelijk en kort — 1 of meer duidelijk gestrekt, vaak gekromd rond het vruchtje.
- 5. Glumae, beharing: binnenzijde niet behaard — kort aangedrukt behaard.
- 6. Glumae, top: recht — teruggekromd.
- 7a. Meeldraden, aantal: 3 — 2.
- 7b. Meeldraden, aantal: 3 of 6 — 10 of meer.
- 8. Filamenta: niet gedifferentieerd — verlengd, min of meer verklevend aan de top.
- 9. Antherae: geel — zwavelgroengeel.
- 10a. Glumellae: aanwezig — afwezig.
- 10b. Glumellae: borstelhaarvormig — verdikt.
- 10c. Glumellae: los — basaal vergroeid.
- 10d. Glumellae: niet uitgroeidend — uitgroeidend.
- 10e. Glumellae: vallen af mét het vruchtje — blijven op de rachilla achter.
- 11a. Stijltakken: 3 — 2.
- 11b. Stijltakken: 3 — 6.
- 11c. Stijltakken: 3 — 8.



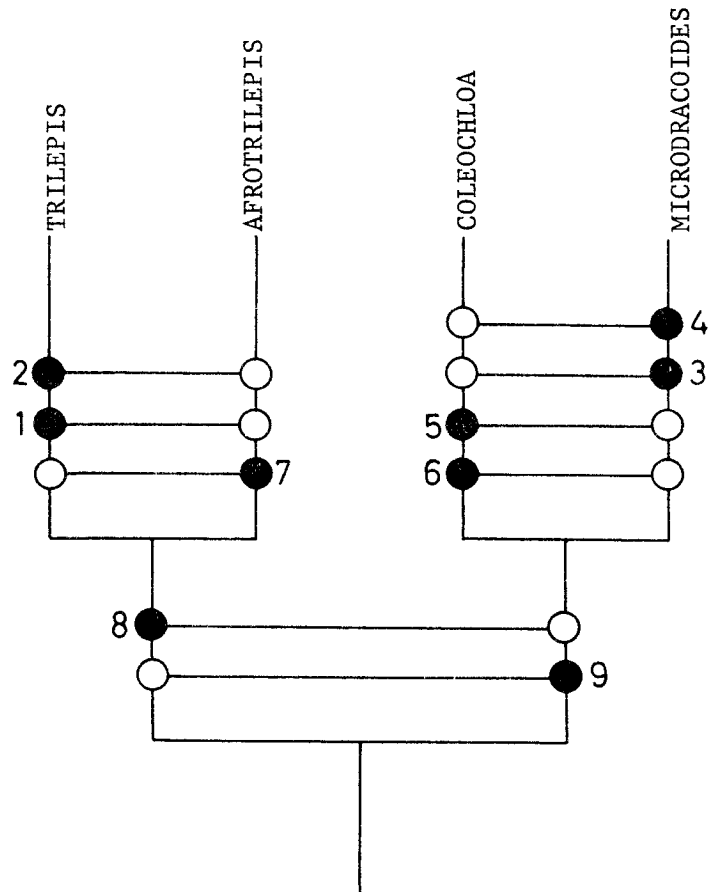
Cladogram 13. Cryptangieae

- 12. Stijlbasis: klein, afvallend — konisch verdikt, blijvend.
- 13a. Vruchtje: niet gevleugeld — gevleugeld.
- 13b. Vruchtje: niet gesteeld — gesteeld.
- 14a. Embryo: Carex-type — Schoenus-type.
- 14b. Embryo: Carex-type — Carpha-type.
- 15. Levensvorm: doorlevend — eenjarig.
- 16. Stengel: niet of weinig vertakt — sterk vertakt.
- 17. Bladstand: spiralig — distich.
- 18. Lamina: goed ontwikkeld — gereduceerd.
- 19. Ligula: aanwezig — afwezig.
- 20. Areaal: pantropisch — Australië.

### 13. Cryptangieae

Dit taxon is goed definieerbaar t.o.v. verwante tribus, net als de genera die deze tribus samenstellen. Dit kan op een lang, onafhankelijk verleden wijzen, hoewel het endemisch Zuidamerikaans karakter dit enigszins tegenspreekt.

- 1. Bloemgestel, positie: terminaal — lateraal.
- 2. Bloemgestel: open — samengetrokken.
- 3. Glumastand: spiralig — distich.
- 4. Glumellae: matig tot goed ontwikkeld — gereduceerd.
- 5. Glumellae, beharing: kort of niet gewimperd — lang gewimperd.
- 6. Stijltakken: 3 — 2.
- 7. Stijlbasis: konisch — knotsvormig.
- 8. Plant, geslacht: 1-huizig — 2-huizig.
- 9. Caudex: afwezig — aanwezig.
- 10. Bladeren, positie: basaal of min of meer verspreid langs de stengel — in schijnkransen langs de stengel.

Cladogram 14. Trilepideae

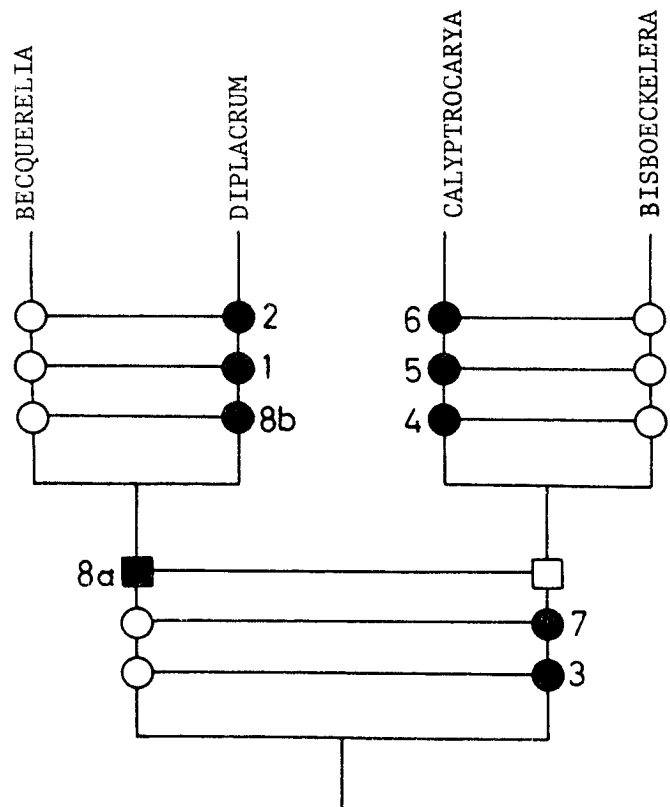
#### 14. Trilepideae

Deze tribus behoort tot de meest homogene die binnen de Cyperaceae kunnen worden erkend, dank zij het gemeenschappelijk bezit van het Trilepis-embryotype en -bloemgesteltype. Ook de genera zijn opnieuw goed van elkaar af te scheiden.

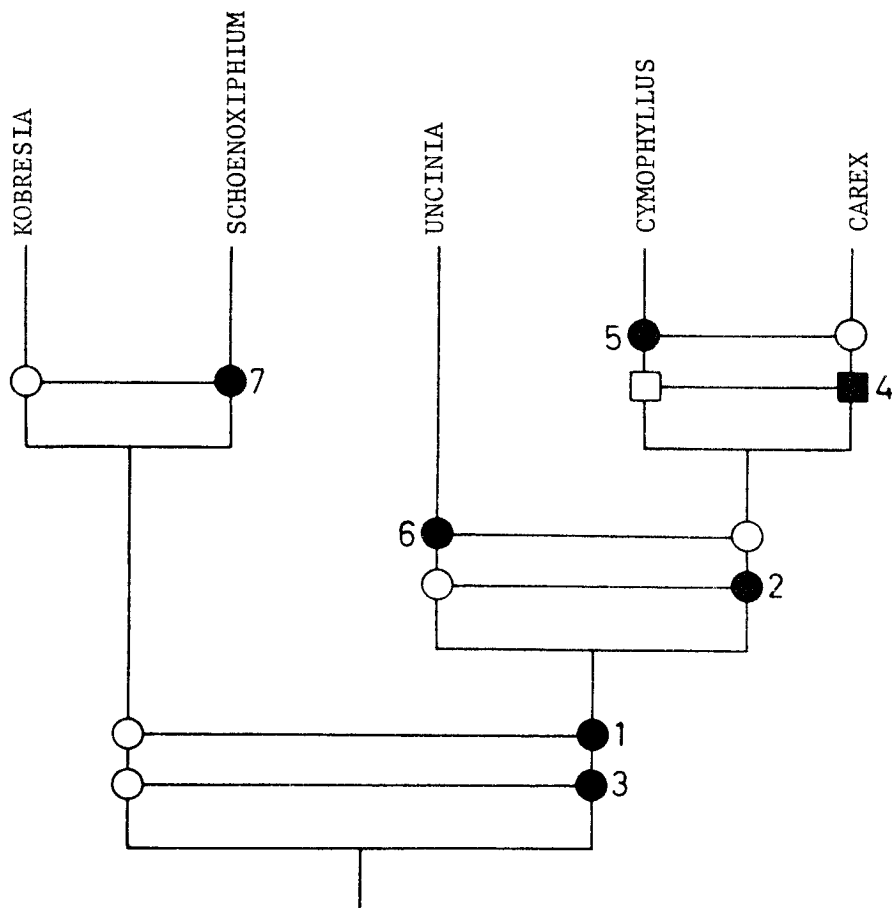
1. Aartje, geslacht: 2-slachtig — 1-slachtig.
2. Glumae, aantal: 3 — 1.
3. Habitus: kruidachtig — struikvormig.
4. Plant, geslacht: 1-huizig — 2-huizig.
5. Bladstand: spiralig — distich.
6. Bladschede: gesloten — open.
7. Ligula: aanwezig — afwezig.
8. Contraligula: afwezig — aanwezig.
9. Lamina: blijvend — wordt afgeworpen.

#### 15. Sclerieae

Vermits hier binnen deze tribus slechts een enkel genus wordt erkend, is een kenmerkenanalyse niet zinvol.



Cladogram 16. Bisboeckelereae



Cladogram 17. Cariceae

16. Bisboeckelereae

Een klein aantal soorten, verdeeld over 4 genera vormen deze merkwaardige tribus, waarvan de affiniteiten niet altijd duidelijk werden begrepen, en die ook hier voor veel problemen hebben gezorgd. De genera zijn goed herkenbaar.

1. Deelbloemgestellen: open — samengetrokken.
2. Aantal lege glumae onder het vr bloemetje: veel — 2.
3. Bovenste gluma, onder het vr bloemetje: open — gesloten.
4. Gesloten gluma: los omhullend — nauw aansluitend.
5. Steriele mannelijke aartjes: afwezig — aanwezig.
6. Stijltakken: 3 — 2.
7. Cupula: goed ontwikkeld — gereduceerd.
- 8a. Embryo: Carex-type — Schoenus-type.
- 8b. Embryo: Schoenus-type — Fimbristylis-type.

17. Cariceae

De 5 erkende genera uit deze hooggespecialiseerde tribus liggen vrij dicht bij elkaar en diverse overgangsvormen bemoeilijken het onderscheid, eerder stellen deze genera tendenzen voor. Niettemin lijkt het nuttig en verantwoord om ze a.h.v. volgende kenmerken uiteen te houden.

1. Aartjes, geslacht: ten dele 2-slachtig — alle 1-slachtig.
2. Rachilla van het vrouwelijk aartje: met 1 gluma — zonder of met rudimentaire glumae.
3. Fertiel profyl: min of meer open — compleet vergroeid (behalve aan de top).
4. Drie knobbels onder het vr bloemetje: aanwezig — afwezig.
5. Lamina: met duidelijke middennerf — middennerf niet gedifferentieerd.
6. Vruchtverspreiding: weinig gespecialiseerd — bijzondere epizoöchorie d.m.v. een haakvormig omgebogen gluma.
7. Areaal: holarctisch en tropisch Aziatisch montaan — Centraal- en Zuidelijk Afrika, Madagascar.

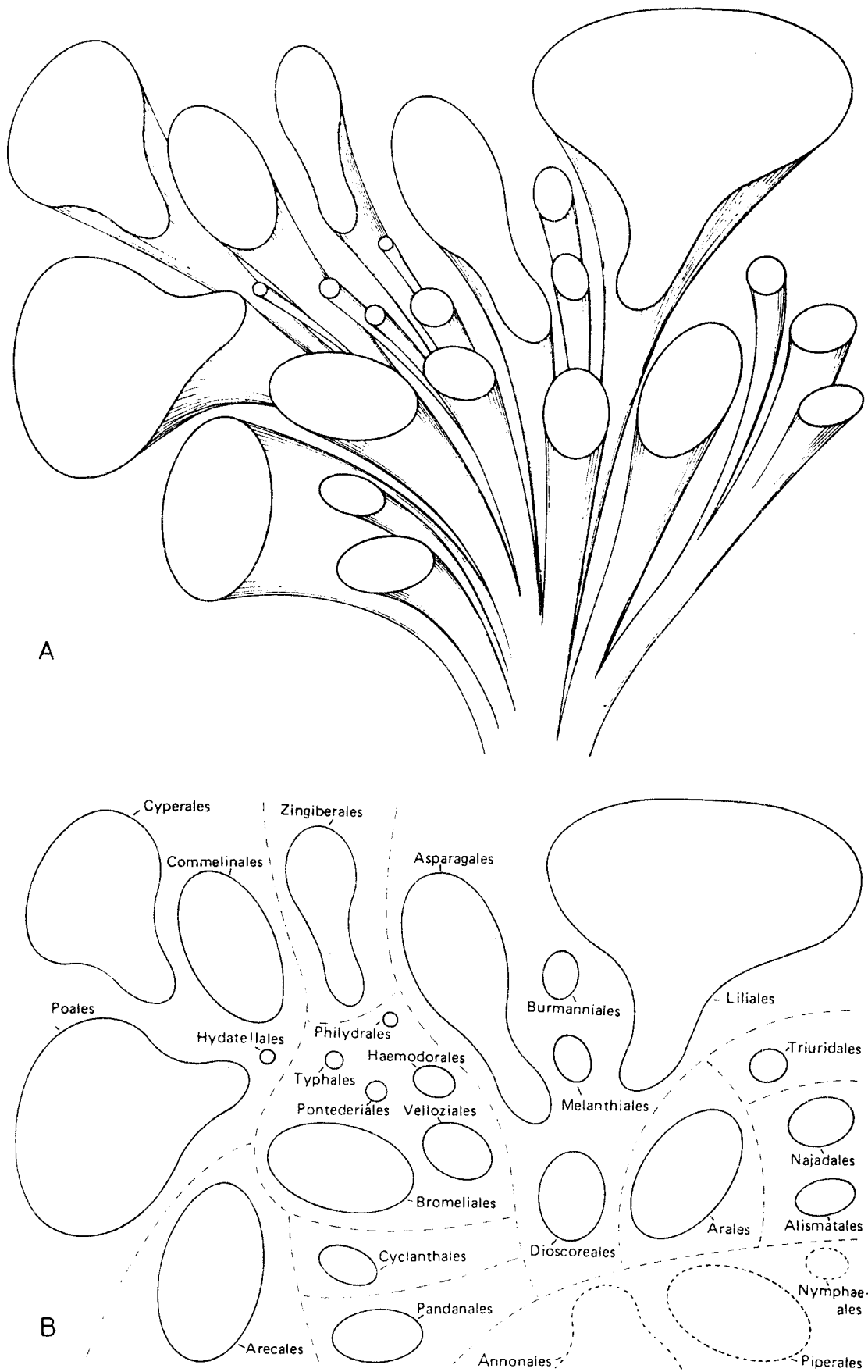


FIG. 7.2

Betekenis van het bellendiagram —A: fylogenetische bundels (vertikaal, dimensie: tijd) met de huidige taxa (horizontaal, dimensie: taxonomische ruimte). —B: erkende Monocotylen-orde, met resp. grootte, vorm en ligging. (A-B: uit DAHLGREN et al. 1985: fig. 25 & 26).



## C. Distributie van de kenmerktoestanden

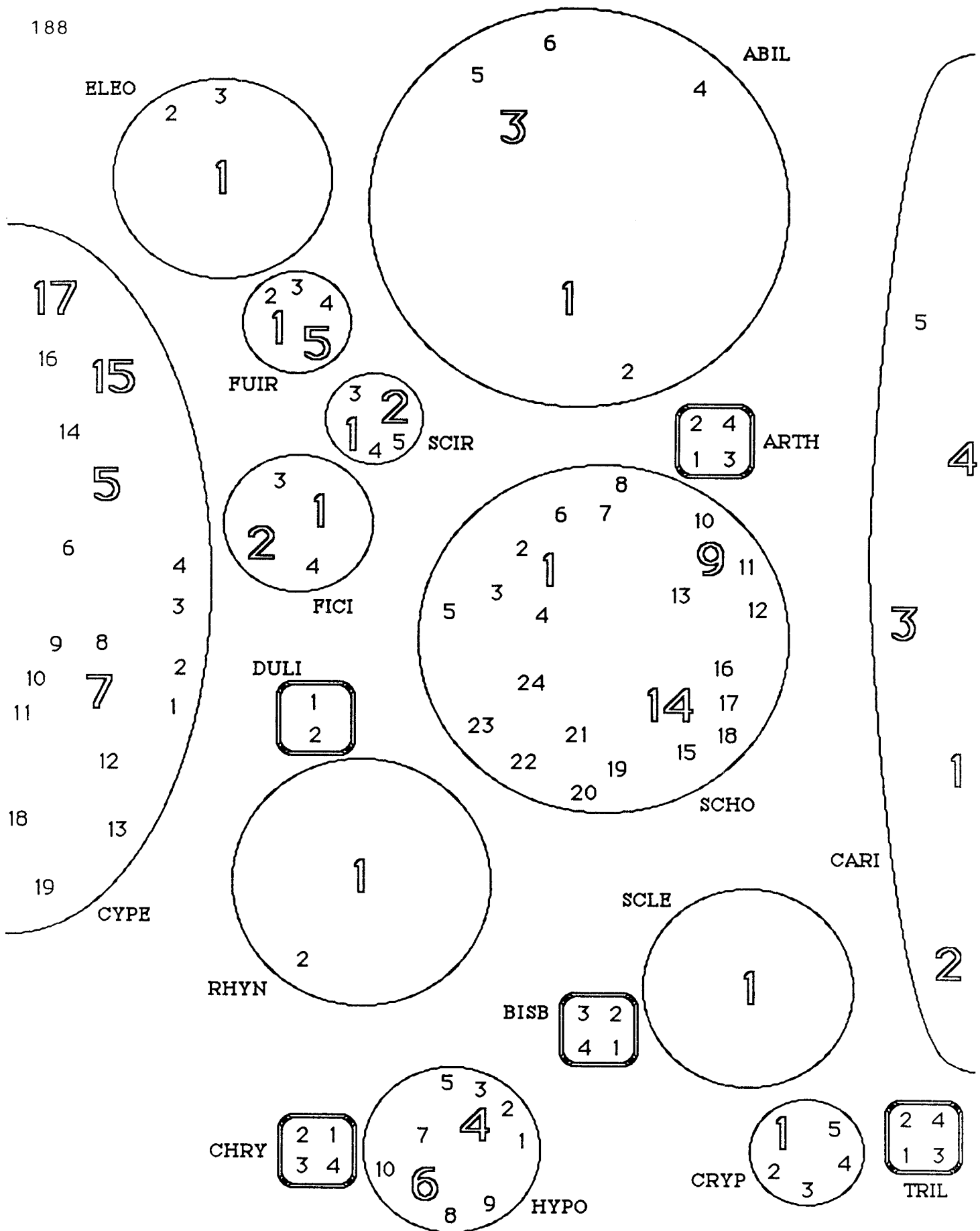
---

### Inleiding

Om het onderscheid tussen de 4 subfamilies en de 17 tribus enigszins visueel duidelijk te maken, is gebruik gemaakt van een voorstellingswijze die we hebben ontleend aan DAHLGREN (1975), het bellendiagram. Hierbij wordt een horizontale tijdsdoorsnede weergegeven, doorheen de vertikale fylogenetische ontwikkelingslijnen van de tribus (FIG. 7.2). De onderlinge ligging van de bellen in dit tweedimensionale schema geeft min of meer de mate en de richting van verwantschap weer. De grootte van de bellen is evenredig met het aantal ingesloten soorten; enkele te kleine tribus zijn d.m.v. een bijzonder symbool niet op relatieve grootte weergegeven en van de grootste twee tribus is maar een deel getekend. Op een dergelijk diagram is telkens voor een kenmerk(engroep) a.h.v. een bepaalde arcering de toestand weergegeven waaronder het zich voordoet in de resp. tribus.

Het is wellicht nuttig erop te wijzen dat elke bel (= tribus) in feite een cluster van losse deelbelletjes (= genera) voorstelt die dichter bij elkaar staan dan elk van hen t.o.v. de deelbelletjes die de andere tribus samenstellen. Vanzelfsprekend kan de analyse nog verder worden doorgetrokken, want elke deelbel (= genus) is weer opgebouwd uit een aantal deel-deelbelletjes (= soorten), en zelfs deze bestaan verder uit populaties, en deze tenslotte uit individuele planten. Hierdoor wordt de betekenis van de cirkelvormige insluitels op bepaalde diagrammen duidelijk: deelbellen (= genera) kunnen in bepaalde opzichten afwijken van de tribusrest, waardoor ze een verschillende arcering hebben ontvangen.

Zoals reeds opgemerkt in een vorig punt, wordt het aantal differentiërende kenmerken bij stijgende taxonomische rang meestal kleiner, en ook de Cyperaceae vormen op deze regel geen uitzondering. Dat blijkt uit de sleutel tot de subfamilies en tribus, en ook uit de hierbij gereproduceerde diagrammen: slechts op een enkel diagram (2: bloemgesteltypes) kunnen de 4 subfamilies perfect uiteen worden gehouden; eigenlijk vrij vanzelfsprekend, want deze bloemgesteltypes zijn niet echt onafhankelijk van de taxonomische opvatting gekozen en gedefinieerd. Dit betekent niet dat de andere diagrammen van geen nut zouden zijn; eerder worden daar tribus of delen van tribus uiteen gehaald, of soms (zoals in diagram 6) twee subfamilies tegenover de andere twee. Ondanks intense pogingen om een groter aantal op dit taxonomisch niveau relevante kenmerken te vinden, is het resultaat eerder ontgoochelend.



## Diagram 1: de genera

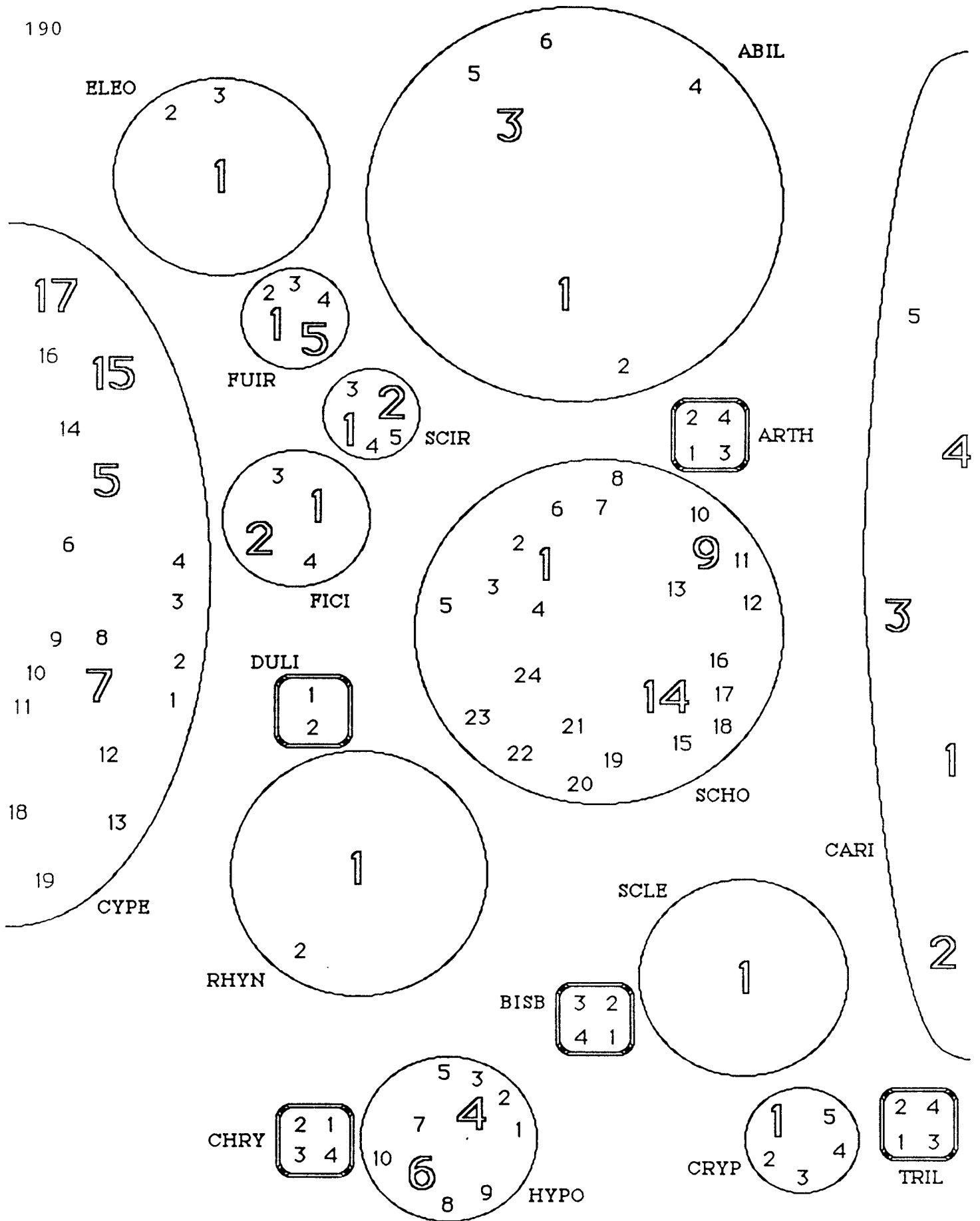
Op het basisschema zijn hier voor elke tribus de samenstellende genera met een nummer aangegeven, grotere genera met grote cijfers, kleinere genera met kleine cijfers. De gearceerde genera-deelbelletjes van de volgende diagrammen kunnen d.m.v. hun positie via dit diagram worden herkend en op naam gebracht. De relatieve ligging van de nummers in de tribusbel wijst op de hier veronderstelde affiniteiten met de omringende nummers. In de nu volgende lijst worden per tribus de samenstellende genera gerangschikt naar hun volgnummer, met het bekende of geschatte aantal soorten tussen haakjes.

A. Mapanioideae

1. Hypolytreae (165): 1. Scirpodendron (2), 2. Thoracostachyum (5), 3. Exocarya (1), 4. Hypolytrum (50), 5. Principina (1), 6. Mapania (80), 7. Paramapania (10), 8. Mapaniopsis (2), 9. Diplasia (1), 10. Capitularina (1).
2. Chrysitricheae (10): 1. Chorizandra (4), 2. Lepironia (1), 3. Hellmuthia (1), 4. Chrysitrix (5).

B. Cyperoideae

3. Scirpeae (75): 1. Scirpus (20), 1b. Trichophorum (15), 2. Eriophorum (20), 2b. Eriophoropsis (1), 2c. Erioscirpus (3), 3. Sumatrosirpus (1), 4. Phylloscirpus (5), 5. Baeothryon (10).
4. Fuireneae (100): 1. Fuirena (40), 2. Bolboschoenus (5), 3. Hymenochaeta (1), 4. Pseudoschoenus (1), 5. Schoenoplectus (50).
5. Eleocharideae (200): 1. Eleocharis (200), 2. Egleria (1), 3. Websteria (1).
6. Abildgaardieae (430): 1. Fimbristylis (400), 1b. Tylocarya (1), 2. Crosslandia (2), 3. Bulbostylis (100), 4. Abildgaardia (15), 5. Nenum (10), 6. Nelmesia (1).
7. Ficinieae (125): 1. Ficinia (60), 2. Isolepis (60), 3. Eleogiton (5), 4. Desmoschoenus (1).



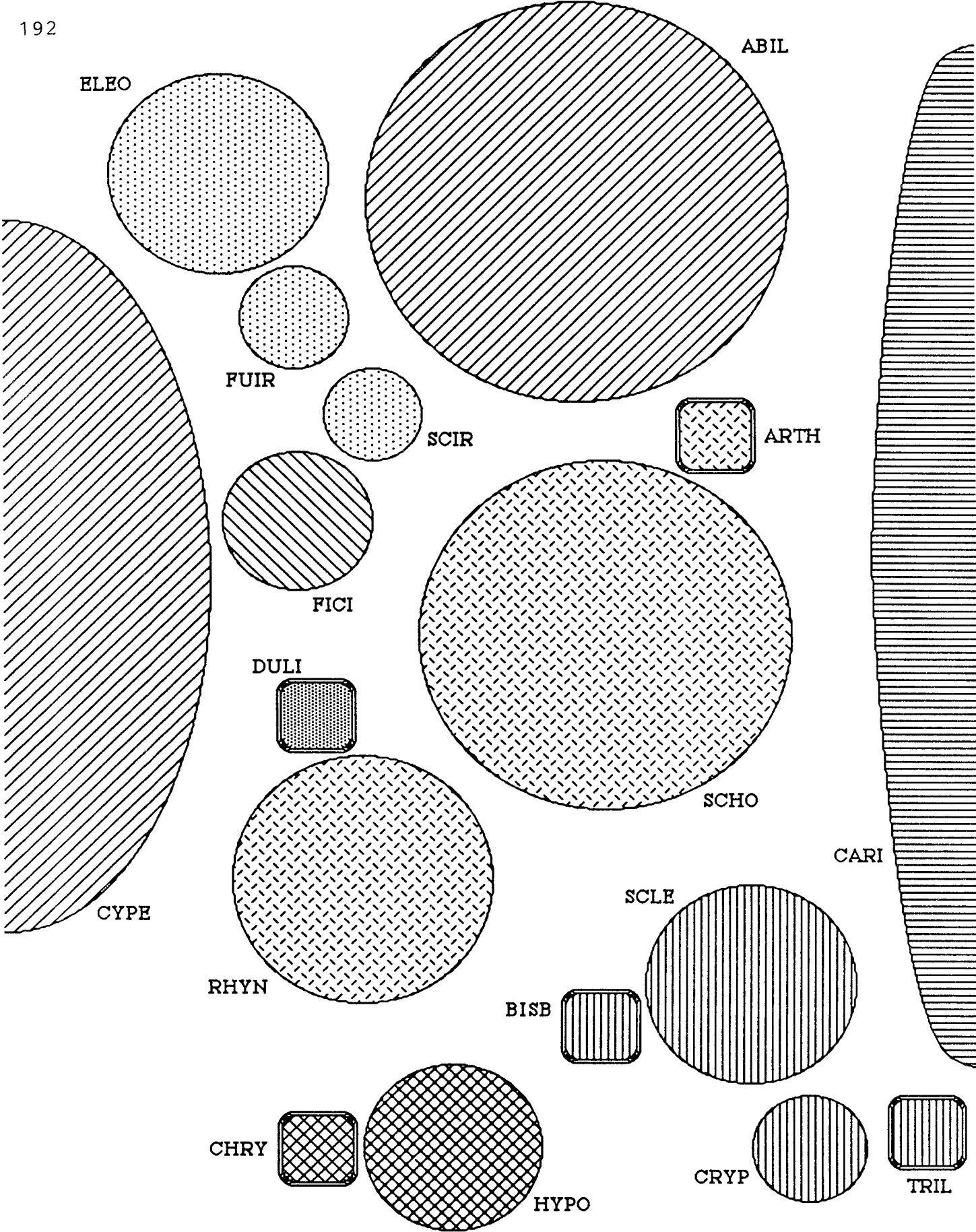
8. Cyperaceae (800): 1. Oxycaryum (3), 2. Kyllingiella (5), 3. Scirpoides (5), 4. Androtrichum (1), 5. Cyperus (300), 5b. Anosporum (3), 5c. Sorostachys (2), 5d. Galilea (8), 5e. Juncellus (10), 6. Courtoisina (2), 7. Mariscus (200), 8. Torulinium (10), 9. Remirea (1), 10. Sphaerocyperus (1), 11. Ascopholis (1), 12. Alinula (5), 13. Ascolepis (15), 14. Monandrus (5), 15. Pycneus (100), 16. Queenslandiella (1), 17. Kyllinga (60), 18. Volkiella (1), 19. Lipocarpa (22), 19b. Hemicarpa (4), 19c. Rikliella (4).
9. Dulichieae (5): 1. Dulichium (1), 2. Blysmus (4).
10. Arthrostylideae (6): 1. Arthrostylis (1), 2. Actinoschoenus (3), 3. Trichoschoenus (1), 4. Trachystylis (1).
11. Rhynchosporaceae (250): 1. Rhynchospora (200), 2. Pleurostachys (50).
12. Schoeneae (370): 1. Schoenus (100), 2. Gymnoschoenus (2), 3. Mesomelaena (5), 4. Ptilanthelium (1), 5. Cyathochaeta (4), 6. Oreobolus (10), 7. Carpha (13), 8. Trianoptiles (3), 9. Tetraria (50), 9b. Tetrariopsis (1), 10. Cyathocoma (3), 11. Neesenbeckia (1), 12. Epischoenus (10), 13. Costularia (20), 14. Gahnia (30), 15. Morelotia (2), 16. Reedia (1), 17. Evandra (2), 18. Caustis (10), 19. Cladium (4), 20. Rhynchocladium (1), 21. Machaerina (20), 22. Baumea (30), 23. Lepidosperma (50), 24. Tricostularia (6).

### C. Sclerioideae

13. Cryptangieae (80): 1. Lagenocarpus (70), 2. Didymiandrum (1), 3. Exochogyne (1), 4. Everardia (5), 5. Cephalocarpus (5).
14. Trilepideae (15): 1. Trilepis (5), 2. Afrotrilepis (2), 3. Coleochloa (7), 4. Microdracoides (1).
15. Sclerieae (200): 1. Scleria (200), 1b. Acriulus (1).
16. Bisboeckelereae (25): 1. Becquerelia (5), 2. Diplacrum (7), 3. Bisboeckelera (4), 4. Calyptrocarya (6).

### D. Caricoideae

17. Cariceae (2100): 1. Kobresia (40), 2. Schoenoxiphium (15), 3. Uncinia (35), 4. Carex (2000), 4b. Vesicarex (1), 5. Cymophyllus (1).

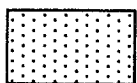


## Diagram 2: bloemgesteltypes

De 19 bloemgesteltypes die in 2A zijn beschreven, worden hier tot enkele basistypes herleid om de figuur overzichtelijk te houden.



Hypolytrum-type



Scirpus-, Eleocharis- en Schoenoplectus-type



Isolepis- en Ficinia-type



Fimbristylis-, Abildgaardia-, Cyperus-, Ascolepis- en Lipocarpa-type



Dulichium-type



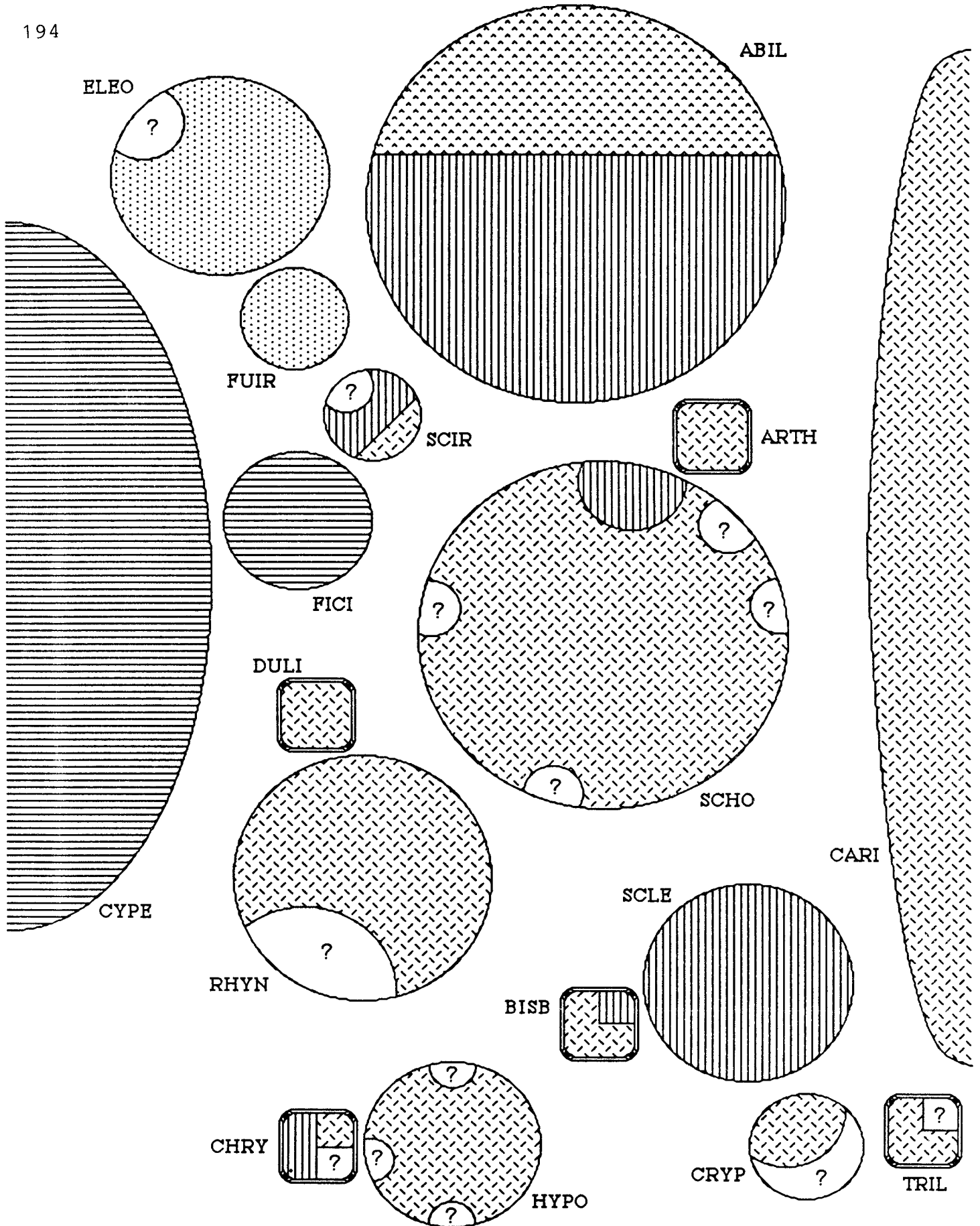
Arthrostylis- en Rhynchospora-type



Lagenocarpus-, Trilepis-, Scleria- en Diplacrum-type



Carex-type



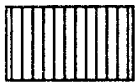


## Diagram 3: embryotypes

Op een helemaal vergelijkbare wijze zijn ook hier de 16 embryotypes die waren erkend in deel 3D terwille van de herkenbaarheid herleid tot 5 basistypes.



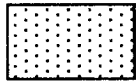
Juncus-, Carex-, Trilepis-, Schoenus- en Helothrix-type



Fimbristylis-, Carpha- en Tylocarya-type



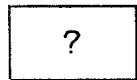
Bulbostylis- en Abildgaardia-type



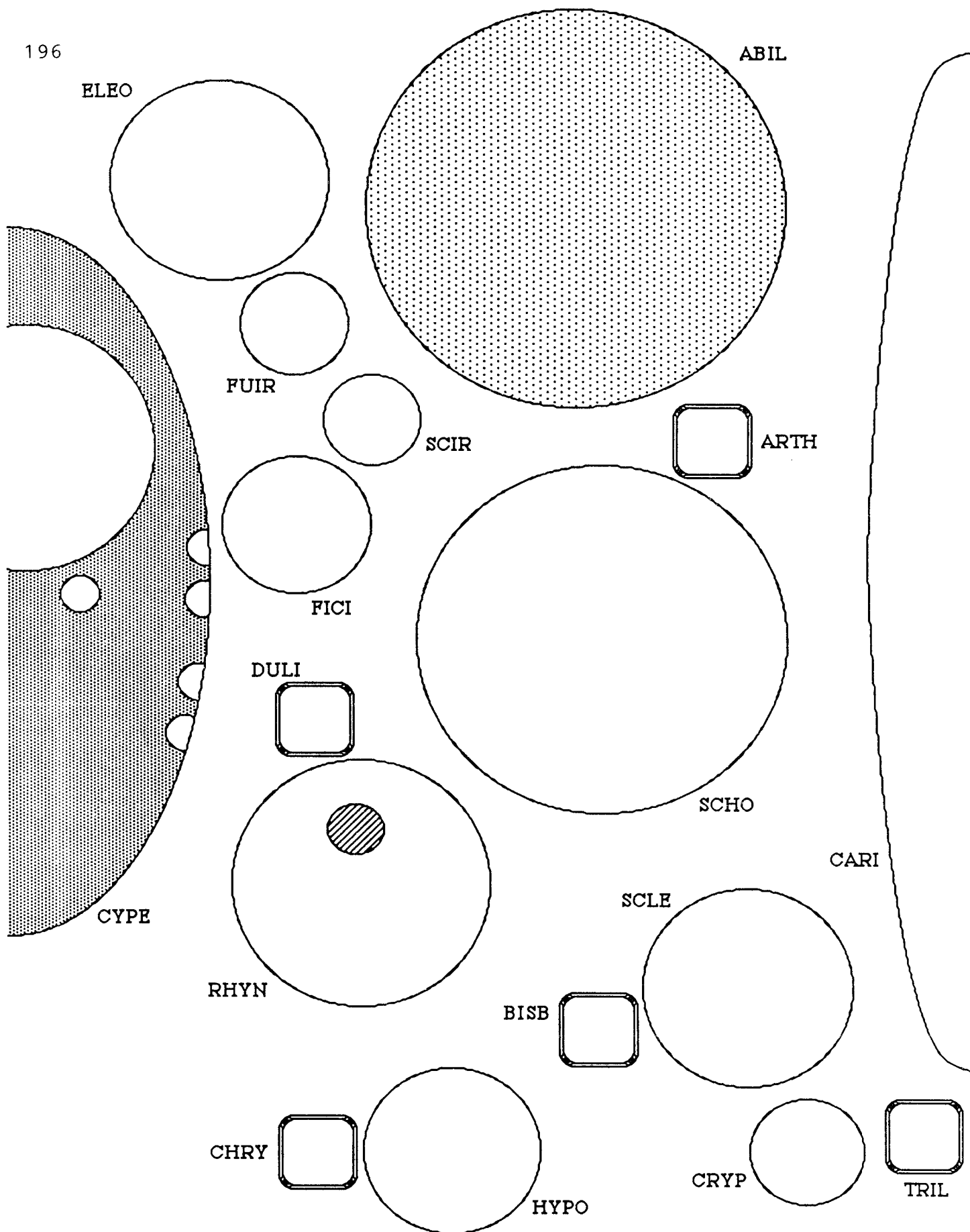
Schoenoplectus-, Bolboschoenus-, Eleocharis- en Websteria-type



Cyperus- en Ficinia-type



embryotype nog onbekend

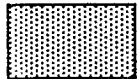


## Diagram 4: anatomietypes

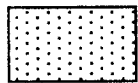
Vier hoofdtypes kunnen hier worden onderscheiden, de drie gespecialiseerde types strikt tribusgebonden, het primitieve type niet. De onafhankelijke genese van de drie meer geëvolueerde types ligt dus voor de hand.



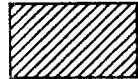
eucyperoïde anatomie



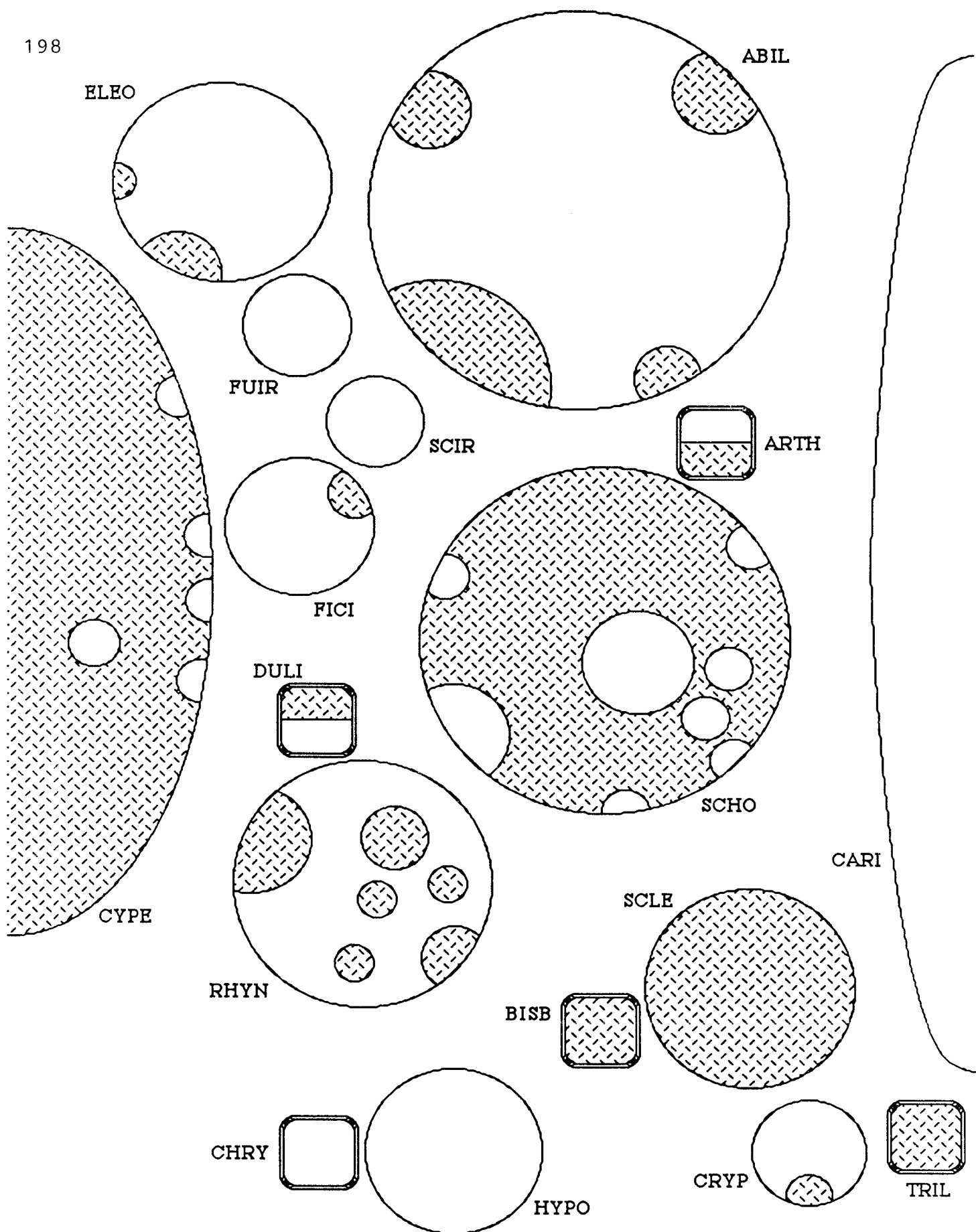
chlorocyperoïde anatomie



fimbristylidoïde anatomie



chlororhynchosporoïde anatomie



## Diagram 5: distichie van de glumae

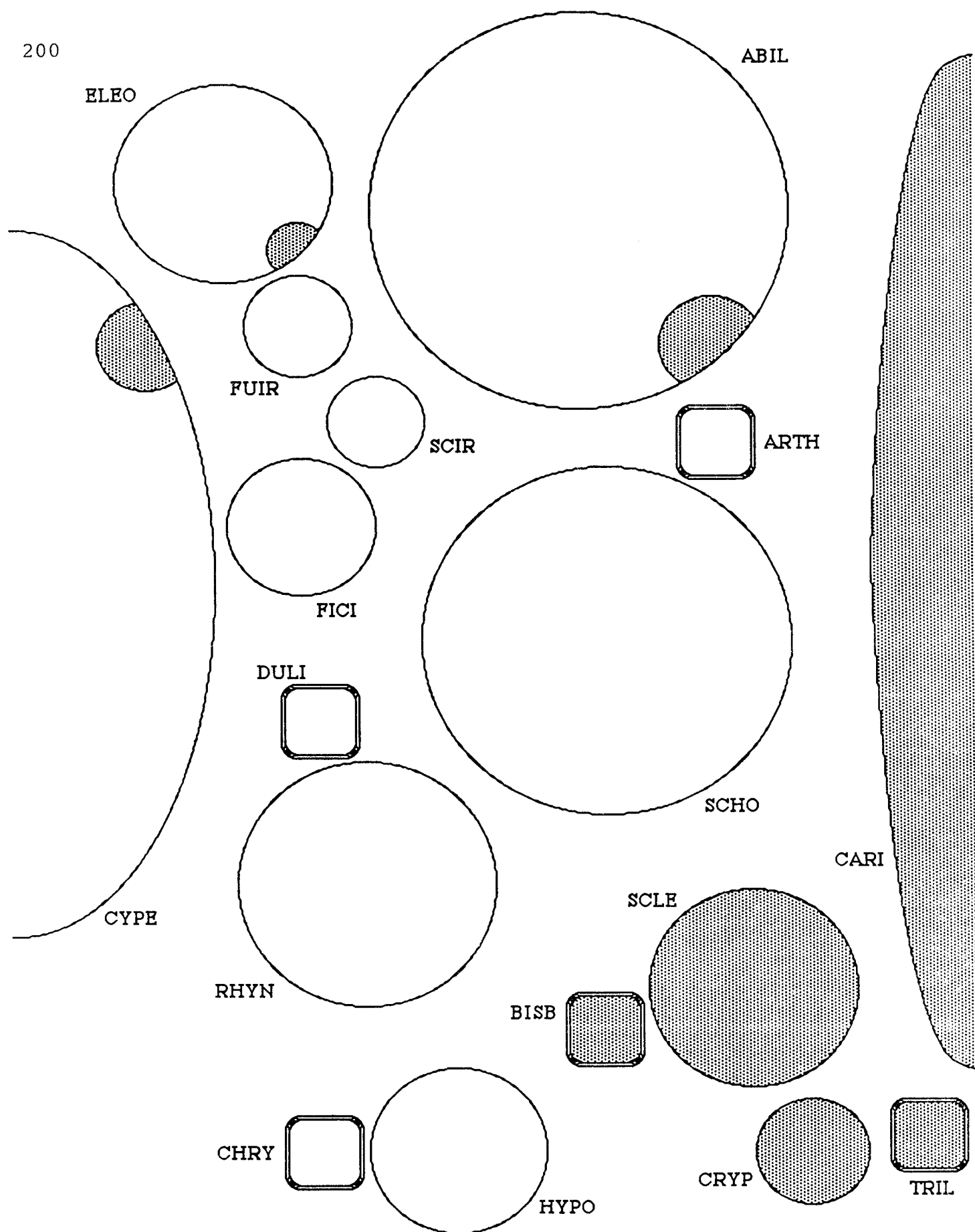
In enkele tribus staan de glumae altijd spiralig, in bepaalde andere steeds distich, maar in de meeste gevallen is een van beide standen slechts dominant, en kan ev. worden gebruikt voor een generisch onderscheid. Zoals kon worden verwacht van dit eenvoudig kenmerk, is de distichie blijkbaar talrijke malen op onafhankelijke wijze gerealiseerd, meestal door de overgang van spirotristichie naar een orthodistichie. In een aantal gevallen komen beide types samen voor op eenzelfde plant, distichie in de laterale -samengedrukte- aartjes, spirotristichie in de terminale -zich vrij ontwikkelende- aartjes.



'spiralige' plaatsing



distichie

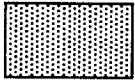


## Diagram 6: eenslachtige bloemetjes

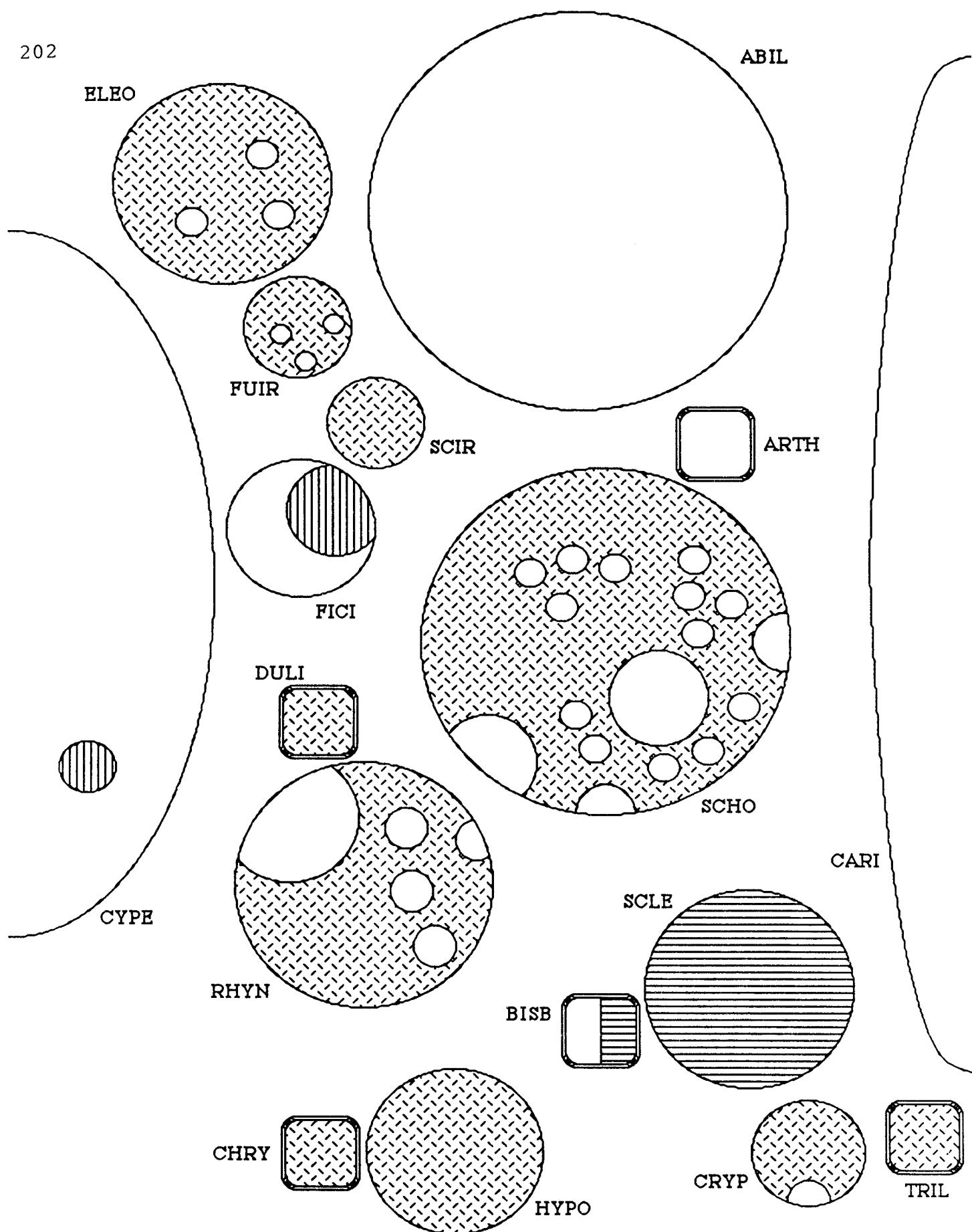
Aangezien de vroegere benthamiaanse Diclinae hier in twee subfamilies zijn opgesplitst, kan dit kenmerk niet meer worden gebruikt om één subfamilie van de rest te onderscheiden. Zowel de Sclerioideae als de Caricoideae s.s. vertonen immers duidelijk 1-slachtige bloemetjes zonder aanwijsbare resten van het andere geslacht. De Sclerioideae bezitten nog glumellae of een 3-lobbige discus (die de aansluiting met de 2-slachtige bloemetjes doen vermoeden), de Caricoideae zijn helemaal zonder glumellae, zonder discus, zonder enige structuur die nog herinnert aan de 2-slachtige uitgangspositie. Binnen de Cyperoideae zijn her en der ook soorten met eenslachtige bloemetjes ontstaan, een duidelijk afgeleide situatie.



bloemetjes (p.p.) tweeslachtig



bloemetjes alle eenslachtig



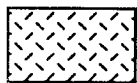


## Diagram 7: glumellae en discoïde structuren

Hier zijn duidelijke trends waarneembaar, vooral op tribusniveau. Doorheen de eerste drie subfamilies zijn beide structuren nog konstant tot frekvent aanwezig. De Mapanioideae met de alomtegenwoordige glumellae tonen hun oorspronkelijke natuur. In de Cyeroideae zijn een aantal tribus in dit opzicht enigszins conservatief gebleven; de meest geëvolueerde tribus als Cypereae, Abildgaardieae, Arthrostylideae, Ficinieae hebben de glumellae verloren, en slechts zelden is een bijzonder type discus tot ontwikkeling gekomen. De Sclerioideae vallen in twee groepen uiteen, een groep met glumellae, een andere met een 3-lobbige discus; wellicht zijn beide structuren niet helemaal onderling vergelijkbaar. De Caricoideae tenslotte, als hoog geëvolueerde subfamilie, vertoont noch glumellae, noch discusvormige structuren.



glumellae en discus strikt afwezig



glumellae aanwezig



sclerioïde discus



ficinioïde discus

# D. Sleutel tot de subfamilies en hun tribus

---

- 1A. Laterale bloemetjes aan de basis omgeven door 2 vrije of vergroeide, laterale, meestal gekielde, laminaire glumellae, die meestal elk een meeldraad axilleren; laterale bloemetjes soms zeer zeldzaam, maar dan het terminale bloemetje met een zeer groot aantal meeldraden (meer dan 100); bloemetjes vaak zonder duidelijke trimerie, altijd tweeslachtig ..... Mapanioideae: 4
- B. Laterale bloemetjes met of zonder glumellae, eventueel aanwezige glumellae nooit gekield, zelden laminair; bloemetjes met meestal duidelijke trimerie, een- of tweeslachtig ..... 2
- 2A. Bloemetjes tenminste voor een deel tweeslachtig; zeer zelden alle bloemetjes eenslachtig, maar dan vrouwelijke bloemetjes zonder glumellae of cupula en aartjes veelbloemig met talrijke distiche glumae ..... Cyperoideae: 5
- B. Bloemetjes alle eenslachtig, zonder rudimenten van het andere geslacht ..... 3
- 3A. Vrouwelijk bloemetje niet ingesloten in een min of meer kokervormig uitgegroeid, tweekielig profyl; vaak 3 glumellae t.h.v. de vruchtzijden, of een cupula met 3 lobben t.h.v. de vruchtribben aanwezig ..... Sclerioideae: 14
- B. Alle vrouwelijke bloemetjes min of meer ingesloten in een kokervormig profyl; de gewone glumae axilleren alleen mannelijke bloemetjes ..... Caricoideae: 17
- 4. Mapanioideae
  - 4A. Bladlamina meestal (zeer) goed ontwikkeld; indien niet, dan involucale bracteae breed bladachtig . 1. Hypolytreae
  - B. Bladlamina gereduceerd; involucale bracteae niet breed bladachtig ..... 2. Chrysitricheae
- 5. Cyperoideae
  - 5A. Laagste gluma van de laterale aartjes profylloïd én fertiel ..... 9. Dulichieae
  - B. Profylloïde gluma steriel of gereduceerd ..... 6

- 6A. Bloemetjes omhuld door de flanken van de hogere gluma; vaak een gering aantal fertiele bloemetjes per aartje .. 7
- B. Niet zo ..... 9
- 7A. Bloemgestel een hoofdje of anthela met een zuiver normaal vertakkingspatroon en bracteae zonder gesloten bladschede; glumae lossen zuiver van de rachilla en vallen alle samen elkaar omhullend af; glumellae ontbreken totaal ..... 10. Arthrostylideae
- B. Niet zo ..... 8
- 8A. Ovarium dimeer, dorsiventraal afgeplat, gekroond bij rijpheid door de meestal breed-zittende, verdikte stijlbasis ..... 11. Rhynchosporae
- B. Niet zo ..... 12. Schoeneae
- 9A. Bloemgestel gereduceerd tot een enkel aartje met meestal spiralig geplaatste glumae; alle glumae fertiel, behalve (meestal) de laagste; glumellae meestal aanwezig; vruchtje gekroond door de verdikte en blijvende stijlbasis; bladeren gereduceerd tot meestal 2 kokervormige hyaliene bladscheden ..... 5. Eleocharideae
- B. Niet zo ..... 10
- 10A. Glumae distich (zelden spiralig) én vruchtje meestal zonder hypogynium, zonder verdikte stijlbasis; glumae soms sterk gereduceerd in grootte en aantal, of zelfs verdwenen, en dan lijken de bracteae op glumae, en het bloemgestel op een hoofdje van spiralig geplaatste bloemetjes; glumellae afwezig; embryo van het Cyperus-type ..... 8. Cypereae
- B. Glumae talrijk en spiralig; indien distich, dan vruchtje met ofwel hypogynium, of met verdikte stijlbasis; embryo anders ..... 11
- 11A. Glumellae aanwezig, hoewel soms sterk gereduceerd (en dan moeilijk te onderscheiden van 11B!) ..... 12
- B. Glumellae afwezig ..... 13

12A. Glumellae ofwel gespecialiseerd laminair, ofwel draadvormig en dan meestal kort of gereduceerd; planten uit tropen en subtropen, met weinig gematigde soorten; embryo van het Schoenoplectus-type ..... 4. Fuireneae

B. Glumellae draadvormig, vaak lang of opgesplitst; planten hoofdzakelijk uit boreale, venige milieus; embryo anders ..... 3. Scirpeae

13A. Bloemgestel nooit antheloïd, vaak een dicht hoofdje; stijl-basis niet geartikuleerd, embryo van het Ficinia-type .... 7. Ficinieae

B. Bloemgestel een anthela, of hoofdjesachtig samengetrokken; stijl-basis duidelijk geartikuleerd, vaak verdikt en soms blijvend, embryo anders ..... 6. Abildgaardieae

#### 14. Sclerioideae

14A. Aartjes staan dicht opeen gegroepeerd in zeer kompakte enkelvoudige aren; vruchtjes met 3 gewimperde glumellae t.h.v. de 3 zijden; embryo van het Trilepis-type ..... 14. Trilepideae

B. Niet zo ..... 15

15A. Vruchtjes met 3 kleine (kort of lang gewimperde) glumellae t.h.v. de 3 zijden; glumellae soms ontbrekend, maar dan vruchtje dimeer én lateraal afgeplat; mannelijk bloemetje met 3(-1) meeldraden ..... 13. Cryptangieae

B. Glumellae afwezig, maar vaak cupula aanwezig met 3 lobben t.h.v. de vruchtribben, en niet of (uitzonderlijk) kort gewimperd; indien cupula afwezig, dan vruchtje niet lateraal afgeplat ..... 16

16A. Aartjes tweeslachtig; indien eenslachtig, dan met aanwijsbare resten van een astop met een of meer (kleine) glumae boven de gluma die het vrouwelijke bloemetje axilleert; mannelijk bloemetje met 3(-1) meeldraden ..... 15. Sclerieae

B. Aartjes eenslachtig, zonder aanwijsbare resten van het andere geslacht of astopresten; mannelijk bloemetje altijd met slechts 1 meeldraad ..... 16. Bisboeckelereae

#### 17. Caricoideae

17A. Alle vrouwelijke bloemetjes geaxilleerd door en min of meer omgeven door een tweekielig profyl, dat kokervormig rond de rachilla en het vrouwelijk bloemetje is uitgegroeid ..... 17. Cariceae

## E. Bespreking van de subfamilies en hun tribus

---

### Inleiding

Hier zullen we pogen om de vier erkende subfamilies van elkaar te differentiëren, en om de trends te beschrijven die in elk van deze vier taxa aanwezig zijn. Zoals reeds aangetoond in het eerste deel van dit hoofdstuk wordt het aantal gemeenschappelijke kenmerken (synapomorfieën) meestal kleiner bij stijgend taxonomisch niveau, waardoor subfamilies vaak slechts 1 of enkele duidelijke diagnostische kenmerken bezitten. Binnen de Cyperaceae valt dit evenwel vrij goed mee, aangezien elk van de vier subfamilies in principe goed te omschrijven is a.h.v. minstens 1 kenmerk, en waarbij uitzonderingen ontbreken of echt uitzonderlijk zijn... Ook de mogelijke onderlinge relaties worden beschouwd, gevolgd door een relatief korte bespreking van de onderlinge affiniteiten van de samenstellende tribus. Deze affiniteiten worden meer gedetailleerd en geargumenteed weergegeven in het volgende hoofdstuk 8, waarin elke tribus individueel wordt benaderd.

### A. Mapanioideae

Een niet zo grote groep met 14 genera en ongeveer 165 soorten, verdeeld over 2 tribus, met soortenconcentraties in de meest equatoriale gebieden, en als geheel beperkt tot de tropen en subtropen.

Zoals ook de andere subfamilies, zijn de Mapanioideae -in principe- eenvoudig herkenbaar aan hun bloemstructuur, nl. door de aanwezigheid in laterale bloemetjes van twee lateraal geplaatste, gekielde, laminaire glumellae, die elk een meeldraad axilleren en groter zijn dan de ev. aanwezige andere glumellae. In enkele uitzonderlijke gevallen zijn deze glumellae niet gekield (? Principina), of axilleren ze geen meeldraden (Diplasia, Capitularina), of kunnen ze zelfs ontbreken, bij gebrek aan laterale bloemetjes (Chrysitrix).

Andere diagnostische kenmerken kunnen nog niet worden gegeven, vooral omdat nog veel gegevens van deze genera en soorten ontbreken. Hierbij wordt vooral gedacht aan de pollenstructuur (p. 116), bepaalde secundaire anatomische eigenschappen (METCALFE 1971: 52-55, 234) zoals verkiezelingsstructuur, stoma-

tatype, hypodermisbouw; misschien kan ook een gedetailleerde studie van de vruchtwand (en -ontogenese) verhelderende ideeën bieden. Deze gespecialiseerde gegevens kunnen evenwel slechts ernstig worden geëvalueerd door personen die zelf met de materie vertrouwd zijn geraakt. Eer dergelijke resultaten voor revisorisch werk beschikbaar zullen zijn, en in deze monografische studie kunnen worden geïncorporeerd, zal bijgevolg nog wel menige liter vervuild water naar zee zijn gestroomd...

Een afscheiding op familieniveau, zoals soms vaaglijk werd gesuggereerd, lijkt me niet gewenst, omdat in enige zeer belangrijke kenmerken deze soorten met de andere Cyperaceae overeenkomen (ovariumbouw, bouwplan van het bloemgestel, embryo-ontwikkeling,...). ZIEGENSPECK (1944) had konkreet gesteld dat deze subfamilie met de Flagellariaceae zou zijn verwant, en de andere Cyperaceae met de Juncaceae. Die studie berust evenwel op zeer onvolledige gegevens uit één enkele bron, waardoor de representativiteit van de steekproef als absoluut onvoldoende moet worden beschouwd.

De mate van verwantschap met de andere subfamilies is eerder vaag gekend; zo zijn er diverse anatomische gelijkenissen met de rhynchosporoïde groep (METCALFE 1969: 787-789), maar vaak worden deze gedeeld met genera uit andere tribus, zoals Fuireneae, Sclerieae, Scirpeae,...

Een merkwaardigheid moet hier zeker worden vermeld! Door de aanwezigheid -in sommige genera- van vrij talrijke en laminaire glumellae en talrijke meeldraden (d.w.z. niet in het klassieke trimere patroon in te passen) zijn een aantal auteurs ertoe gekomen om elke eenheid die hier als bloemetje wordt beschouwd als "aartje" voor te stellen. Dit "aartje" zou dan zijn opgebouwd uit "1st bloemetjes", min of meer spiraalig gesplaatst op een zeer korte rachilla, met basaal de "m bloemetjes" (= 1 meeldraad), elk geaxilleerd door een dunne, hyaliene "gluma" (= glumella) en centraal, terminaal (!!!) op deze rachilla een "vr bloemetje" (= stamper), al of niet omgeven door een aantal lege "glumae" (= glumellae). Deze terminale positie van het "vr bloemetje" wordt m.i. eerder onbewust aangenomen, bijvoorbeeld door KUKKONEN (1984: 257, 261), waar eerst wordt gesteld: "the inflorescences of all monocotyledons are polytelic and open", maar wat verder: "spicoid...: formed by one (apparently) terminal pistillate flower". De twee laterale gekielde glumellae worden dan vaak als de twee stukken van een profyl (= "versmeltingsprodukt") beschouwd. Een kritische bespreking van deze mening wordt gegeven bij Scirpodendron (genus 1.1).

Deze twee eigenschappen, het bezit van een vaak niet heel nauwkeurig vastgelegd aantal SPU's (stamen-perianth units), en de niet gerealiseerde trimerie wijzen m.i. op de oorspronkelijkheid van deze subfamilie, waarbij ze evenwel als geëvolueerd kenmerk de laterale, gekielde glumellae heeft verworven.

De groep wordt soms en ook hier in 2 tribus verdeeld. Enerzijds zijn er de minder gespecialiseerde Hypolytreae, waarin vooral soorten uit een beschutte omgeving (equatoriaal regenwoud, tropische moerasgebieden) met grote, brede bladeren, meestal talrijke aartjes per bloemgestel, en een weinig tot zeer weinig gedifferentieerd embryo.

Daartegenover staan de Chrysitricheae, een verzameling min of meer hooggespecialiseerde genera, waarvan de homogeniteit niet meteen duidelijk is. Wellicht hebben ze wel een gemeenschappelijke oorsprong, maar dan in een ver verleden, want elk van de konstituerende taxa heeft zo zijn eigen heel specifieke kenmerken; ook hun sterk verbrokkeld Gondwana-areaal wijst op een gemeenschappelijke, maar zeer oude stam. Tegenover de Hypolytreae karakteriseren ze zich door de reductie van het vegetatieapparaat (wat misschien verband houdt met hun lichtrijke standplaatsen), de soms vérgaande vereenvoudiging van het bloemgestel, de grotere differentiatie van het embryo.

## B. Cyperoideae

Een grote groep met talrijke genera (ca. 75) en ongeveer 1750 soorten, die een groot deel van de diversiteit binnen de familie omvat en hier bijgevolg over 10 tribus is verdeeld.

Als gemeenschappelijk differentiërend kenmerk gelden de in principe trimere 2sl bloemetjes, die tussen al deze veelvormige genera de bindende schakel vormen. Andere kenmerken zijn er niet, en zelfs op deze ene regel zijn een aantal uitzonderingen waargenomen. In sommige gevallen is de trimerie verloren gegaan door secundaire opsplitsing of door reductie (dimerisatie). Het onderscheid met de Mapanioideae blijft niettemin eenvoudig door het ontbreken van de hyaliene laminaire glumellae, en in het bijzonder de twee laterale gekielde glumellae. In veel genera is het aantal bloemetjes per aartje sterk geslonken, en is nog maar een enkel bloemetje functioneel 2sl. In enkele uitzonderlijke gevallen kunnen zelfs alle bloemetjes 1sl worden (en de plant dus tweehuizig), maar door hun algemene gelijkenis met de "normale" soorten uit hetzelfde genus, blijft de situatie niettemin duidelijk. Tegenover de Sclerioideae en de Caricoideae met hun 1sl bloemetjes blijft de grens dus zeer duidelijk, hoewel natuurlijk een nauwkeurige studie bij bepaalde soorten vereist kan zijn, wegens de kleine afmetingen van de bloeiorganen of wegens de heteromorfe sexuele fasen tijdens de ontwikkeling ervan.

De 10 tribus zijn niet alle even scherp van elkaar af te grenzen, we zullen ze hier een na een behandelen, in een ver-

wantschapslijn die ik gemeend heb te herkennen. Opnieuw zal duidelijk worden dat het geven van absolute criteria voor taxa op dit niveau vaak zeer moeilijk is, steeds weer zijn enige uitzonderlijke gevallen voorhanden die het heldere algemene beeld vertroebelen...

De Dulichieae vormen een van de makkelijkst te herkennen tribus, dank zij hun konstant fertiele aartjesprofyl en glumae, die elk een 2sl bloemetje met talrijke goed ontwikkelde glumae en een dorsiventraal afgeplat dimeer gynoecium axilleren. Precies door de hoge fertiliteit van de aartjes, hun in principe paniculaat bloemgestel en hun goed ontwikkelde retrors ruwe glumellae lijken ze enigzins verwant met de wat oorspronkelijker cyperoïde groepen, i.c. Scirpeae of Fuireneae. Anderzijds zijn diezelfde glumellae ook vaak aangetroffen in de rhynchosporoïde groep, net als het Carex-embryotype, dat binnen de cyperoïde groep veel zeldzamer is. De gestrekte rachilla en de distiche glumae van Dulichium doen daarentegen sterk denken aan de situatie bij de meer oorspronkelijke Cypereae, terwijl de aartjes van Blysmus met hun gedrongen as en spiralig geplaatste glumae eerder op sommige rhynchosporoïde aartjes lijken. Ook door hun Carex-embryotype met opvallend brede ks vertonen ze een zekere gelijkenis met bepaalde rhynchosporoïde genera. Omwille van deze combinatie van verspreide affiniteiten met enkele originele kenmerken kunnen we de Dulichieae een centrale positie in de Cyperoideae toekennen.

In de rhynchosporoïde groep zijn reeds een aantal pogingen tot verdeling in meer homogene taxa mislukt, precies door wat wij nu herkennen als een uitgesproken netvormige verwantschap. Misschien is dit maar schijn, te wijten aan onze huidige gebrekkige kennis van de betreffende genera. Zelf zie ik niet klaar in deze grote groep met zijn talrijke kleine genera, die daarenboven vaak een (zeer) beperkt areaal hebben en in onvolgende mate aanwezig zijn in de Westeuropese herbaria. De gevolgde oplossing voor dit probleem bestaat uit het afsplitsen van eerder kleine, maar homogene tribus, waarbij de heterogene restgroep als zodanig overblijft, in afwachting van betere tijden.

Als eerste van de rhynchosporoïde tribus komen nu de Arthrostylideae ter bespreking. Het is een wellicht oude groep met een gering aantal soorten, maar disjunct verspreid over een groot areaal in de Palaeotropis. Omwille van bepaalde -m.i. oppervlakkige- gelijkenissen werden deze genera niet zelden in de buurt van Fimbristylis geplaatst, of er zelfs in opgenomen. Anatomische, embryografische en fysiologische gegevens hebben de fundamentele verschillen kunnen aantonen. De verschillen met de andere rhynchosporoïden (waarmee ze nauw verwant zijn: door de bijzondere bloemetjesomhulling) zijn niet spectaculair, en vaak niet echt exclusief, maar gesommeerd maken ze dat deze groep het tribusniveau waard is. De preciese affiniteiten met de andere rhynchosporoïden zijn vrij duister.



De Rhynchosporae vormen de tweede eenvoudig herkenbare tribus, waarvan de soorten gekenmerkt worden door de dimerie van het gynoecium met opvallende, uitgroeïende en blijvende stijlbasis. Dit stelt een hooggespecialiseerde tak van de rhynchosporoïde groep voor, vrij geïsoleerd van de meeste andere genera, evolutief maar ook ruimtelijk: de grootste diversiteit en het maximale soorten aantal worden in de Neotropis genoteerd, waar slechts een gering aantal andere rhynchosporoïden zijn doorgedrongen.

De Schoeneae tenslotte omvatten de restgroep van de rhynchosporoïden en zeer waarschijnlijk zal later een verdere opsplitsing mogelijk en noodzakelijk blijken. Differentiërende kenmerken kunnen eigenlijk niet worden aangegeven: hier is aan genera verzameld, wat overbleef na de afscheiding van Arthrostylideae en Rhynchosporae. Anatomisch, embryografisch en bloeimorfologisch betekenen ze een inderdaad wat heterogeen gezelschap, maar het probleem hierbij is dat geen duidelijke korrelaties merkbaar zijn; de gebruikelijke kenmerken leveren tegenstrijdige verwantschapsbeelden op. De herkenning van genera betekent meestal geen groot probleem, mits voldoende "klassieke" gegevens bekend zijn. Maar voor het vaststellen van de onderlinge relaties is zelfs de embryografie hier slechts in geringe mate bruikbaar, gezien de veel lagere embryodifferentiatiegraad dan binnen de scirpoïde groep. Binnen de Cypereae ontmoeten we trouwens eenzelfde fenomeen. Nieuwe gegevens zijn bijgevolg vereist, maar het is mij nog niet duidelijk waar die moeten worden gevonden, misschien in een detailstudie van de vruchtwand, of van de siliciumafzettingen in de epidermiscellen...

Binnen de scirpoïde groep zijn de tribus meestal duidelijker af te grenzen, vooral dank zij de hier buitengewoon bruikbare embryografische gegevens. Makromorfologisch daarentegen is het onderscheid niet altijd zeer eenvoudig, eerder moeten we de tribus omschrijven a.h.v. tendenzen, waarop geregeld uitzonderingen te noteren vallen. Daar zijn vanzelfsprekend praktische bezwaren aan verbonden, bij het opstellen en gebruiken van de termineersleutels.

Vooreerst komen de Scirpeae aan bod, een groep waar archaische en geavanceerde kenmerken samen tot uiting komen. Als meer oorspronkelijke trekken noteren we de knopig bebladerde stengel, bladeren met gesloten bladschede, ligula en goed ontwikkelde lamina, de volledig drietallige bloemetjes met dubbele glumellaekrans. Daartegenover staan de vaak sterk gedifferentieerde glumellae, het anthelavormig bloemgestel (en verder afgeleide vormen), het overwegend holarctische tot zelfs boreale areaal. Embryografisch is deze tribus wat heterogeen, wat erop kan wijzen dat de precieze samenstelling en afgrenzing nog een meer gedetailleerde studie vereisen dan bij deze studie mogelijk was.

Een groep, nauw verwant aan de vorige, is wellicht de tribus Fuireneae, die embryografisch goed te herkennen is aan het Schoenoplectus-embryotype, maar waarvan diverse leden makromorfologisch niet makkelijk van sommige Scirpeae zijn te onderscheiden, vooral door de veelvormigheid van beide tribus in dit opzicht. Algemeen kunnen we stellen dat de glumellae ofwel reduceren, ofwel specialiseren tot soms bizarre min of meer laminaire vormen. Deze genera bereiken daarenboven hun maximale ontplooiing in de tropen en subtropen, in tegenstelling tot de eerder mikrotherme Scirpeae.

De Eleocharideae stellen een hoger geëvolueerd taxon voor in deze ontwikkelingsreeks, evenwel een zijspoor, gezien de geringe diversiteit die bereikt is. Opnieuw is deze groep embryografisch definieerbaar, maar verder ook makromorfologisch, door de sterke reductie van het vegetatieapparaat en het bloemgestel. Door hun kenmerkenkombinatie lijken deze genera verwant met én de Fuireneae én de volgende tribus, ze vormen a.h.w. een overgangsfase, een "Verbindungsglied". De affiniteiten van de Eleocharideae met de Abildgaardieae worden mooi aangetoond o.a. door de gedifferentieerde stijlbasis, het bezit van ringvormig verdikte stempelpapillen (RAYNAL 1973: 147) en door het feit dat nauw verwante roestzwammen op Eleocharis en Fimbristylis parasiteren (SAVILE 1979: 481); ook karyologisch lijken ze goed op elkaar.

De Abildgaardieae vormen duidelijk een hoogtepunt, een orgelpunt van de evolutieve capaciteit binnen de Cyperaceae. Indicaties hiervoor zijn de supergespecialiseerde embryotypes die we hier ontmoeten, de fimbristylidoïde anatomie, de vele eenjarige, de komplette glumellaereductie, de distichie van bladeren en glumae, ... Wellicht hebben deze genera vrij recent een soortenexplosie gekend, en zijn de genera zelf weinig voordien gaan uiteenwaaiëren, want de meeste generische en soortsgrenzen zijn eerder vaag te noemen. Desondanks zijn de "kerngroepen" duidelijk geïndividualiseerd, en eisen ze met recht de generische status op.

Tenslotte komen we bij de laatste tribus, de Ficinieae en de Cypereae, samen gekenmerkt door hun embryo van het Cyperus-type. De Ficinieae zoals hier omschreven vertonen een opmerkelijke variant hiervan, nl. het Ficinia-type, de Cypereae bezitten min of meer goed ontwikkelde vormen van het Cyperus-type; voor beide tribus zijn evenwel enige uitzonderingen bekend. De makromorfologische verschillen tussen beide tribus zijn evenmin exclusief, tenzij misschien de glumae-tekening, zoals uiteengezet bij de Ficinieae (tribus 7). Min of meer differentiërend zijn het anthelavormig bloemgestel (en zijn afgeleide vormen), de bijzondere ligging van twee sklerenchymstrengen bij de mediane vaatbundel (METCALFE 1969: 786), de chlorocyperoïde anatomie, de distiche glumae voor een min of meer groot deel van de Cypereae.

### C. Sclerioideae

Een groep van 14 genera en ongeveer 330 soorten, verdeeld over 4 tribus, pantropisch en uitstralend naar de subtropen, met de meeste soorten in de seizoenaal droge tropen, maar met belangrijke (kontinentale) verschillen tussen de tribus onderling.

Soorten uit deze onderfamilie zijn herkenbaar aan hun aartjes met een gering aantal glumae, die daarenboven slechts 1-2 vr bloemetjes dragen. De bloemetjes zijn altijd 1sl, de aartjes kunnen 2sl zijn, hoewel binnen drie van de vier tribus een duidelijke tendens naar scheiding van de geslachten, zelfs naar dioecie, aanwezig is.

Behalve deze bloeistrukturele kenmerken zijn niet veel gemeenschappelijke kenmerken voor deze groep aan te geven. Noch embryografisch, noch anatomisch is ze homogeen te noemen; de situatie is eerder zo, dat inzake deze kenmerken de soorten en de genera geleidelijk in elkaar overgaan, en eigenlijk een verwantschapsketting vormen.

Meestal wordt aangenomen dat deze subfamilie zich via de rhynchosporoïde groep heeft ontwikkeld. Dit lijkt inderdaad niet zo onmogelijk, gezien de duidelijke tendens bij deze genera naar reductie van het aantal bloemetjes per aartje, de scheiding van de geslachten door funktionele eenslachtigheid van de bloemetjes. Verder zijn ook tal van anatomische overeenkomsten gesignaleerd tussen genera uit deze twee groepen.

Meestal werden slechts 2 tribus (en soms maar 1!) in deze groep onderscheiden, nl. Cryptangieae s.l. en Sclerieae s.l., wat meteen al de scherpste grenzen aanduidt! De subfamilie zelf is trouwens niet altijd als zodanig erkend: niet zelden zag men een subfamilie Caricoideae s.l., die alle Cyperaceae met 1sl bloemetjes omvatte, d.i. de oude opvatting van BENTHAM (1883: 1038), die met zijn Monoclines en Diclines de inderdaad belangrijke sex-grens aangaf. Toch meen ik dat de Caricoideae en Sclerioideae genoeg van elkaar verschillen om het aangenomen onderscheid te rechtvaardigen, hoewel dit maar moeilijk objectief is te staven... KOYAMA (1969b & 1971) heeft herhaaldelijk gepoogd om aan te tonen dat deze genera in de Mapanioideae thuishoren, omwille van vermeende gelijkenissen in aartjes- en vruchtbouw. Hier is herhaaldelijk deze hypothese verworpen, en ook BAAS (1969: 13) kon duidelijk aantonen dat ook anatomisch bvb. de Cryptangieae helemaal niet leken op de Hypolytreae.

De vier erkende tribus zijn onderling scherp te scheiden: Cryptangieae en Trilepideae horen samen (door het bezit van een bepaald type glumellae), tegenover Sclerieae en Bisboeckelereae (met hun bijzondere cupula).

De Cryptangieae vormen een exclusief Zuidamerikaans tribus, met eenslachtige aartjes, spiralig geplaatste glumae en met een zwak ontwikkeld embryo. Ook anatomisch vormen ze een homogene eenheid (METCALFE 1969: 786).

De Trilepideae met hun Zuidamerikaans-Afrikaans areaal sluiten hierbij aan, ook anatomisch (METCALFE l.c.), als een meer gespecialiseerde aftakking, met distiche glumae, een bijzonder goed gedifferentieerd embryo, en een goed herkenbaar bloemgesteltype. Beide samen werden afgeleid uit Prionium (Juncaceae) door GILLY (1943: 3-4), die overtuigd was van de polyfyletische aard van de Cyperaceae.

De pantropische Sclerieae worden geregeld in verband gebracht met de Rhynchosporaeae s.l., maar dat is wellicht te wijten aan oppervlakkige gelijkenissen, gezien hun sterk verschillende bloemetjesstructuur, bloemgesteltype, embryotype. Ook KUKKONEN & GJAERUM (1977: 89) wezen op de belangrijke -hoewel niet eenvoudig waarneembare- verschillen inzake sporewandversiering van parasiterende Cintractia-soorten op resp. Rhynchospora en Scleria.

Tenslotte zijn er nog de Bisboeckelereae, een wat enigmatische groep, die bijna tot Zuid-Amerika is beperkt, maar waarvan Diplacrum ook Afrikaanse, Aziatische en Australische soorten bezit. Anatomisch lijken ze ontegensprekelijk op de Sclerieae; ook algemeen morfologisch en zelfs embryografisch sluiten ze enigszins aan bij de Sclerieae. Hun bloeistruktuur zorgt evenwel voor problemen, omdat de positie van het vr bloemetje niet met zekerheid is te bepalen: terminaal op de as van het vr aartje, of lateraal in de oksel van een gluma van een vr aartje? Het punt is hier het ontbreken van de zeer belangrijke astoprudimenten, die voor de interpretatie van de aartjesstructuur in een of andere zin een doorslaggevende rol kunnen spelen.

#### D. Caricoideae

Een grote groep met 5 genera en ca. 2100 soorten, die samen een enkele tribus vormen. Het grootste deel van de soorten hoort evenwel in het reuzegenus Carex met zijn ca. 2000 soorten, waarvan de afsplitsingspogingen even talrijk zijn als hun afwijzingen. Maximale soortenaantallen vinden we in venige, voedselarme milieus, d.w.z. in koude en gematigde gebieden en op de tropische gebergten, maar als geheel vertoont deze subfamilie een quasi kosmopolitische verspreiding.

Ook deze laatste en hooggespecialiseerde onderfamilie is opnieuw zeer eenvoudig herkenbaar, aan de bijzondere bouw van

het fertiele profyl aan de voet van de 2sl en vr aartjes (en soms ook die van de aren): die zijn nl. sterk uitgegroeid rond het geaxilleerde vr bloemetje en al of niet adaxiaal gesloten. Alle bloemetjes zijn strikt 1sl, de m bloemetjes zonder aanwijsbare resten van vr structuren, de vr bloemetjes zonder aanwijsbare resten van meeldraden. Op dit laatste gegeven zijn echter twee mogelijke uitzonderingen bekend: bij Uncinia en Cymophyllus zijn drie kleine knobbeltjes aangetroffen basaal t.h.v. de ribben van de driekantige vruchtjes. Deze structuur kan men vergelijken met de cupula bij Scleria, met precies dezelfde ligging. Vooraleer we echter deze knobbeltjes met meeldraden kunnen homologiseren, moeten zeker bijkomende argumenten worden gevonden, de ligging alleen biedt een onvoldoende basis hiervoor. Glumellae ontbreken totaal, als we afzien van enige bijzondere gevallen, die een nadere studie vergen (TIMONEN 1985).

Anatomisch is deze groep homogeen, hoewel absoluut geldende criteria moeilijk zijn aan te geven, steeds weer zijn enige uitzonderingen gekend (METCALFE 1969: 787). Een min of meer gedetailleerde bespreking van die kenmerken is te vinden bij METCALFE (1971: 138-139, 323-324, 442) en wordt hier niet herhaald.

Parasitologisch is vastgesteld dat de Caricoideae uniek zijn binnen de familie door de aanwezigheid van de Anthracoidea-soorten in de vr bloemetjes. Een eerder primitieve Anthracoidea-soort is echter aangetroffen op Baeothryon cespitosum. Om daaruit te besluiten dat via dit genus de Caricoideae uit de Cype-roideae zijn voortgekomen (SAVILE 1979: 487), dat lijkt me zeker onvoldoende gefundeerd. Eerder lijkt het mij dat vanuit een Carex-soort uit hetzelfde milieu een parasiet is "overgesprongen" naar Baeothryon, zoals voor bepaalde Puccinia-soorten ook al was aangenomen door diezelfde auteur (SAVILE 1979: 484). Uit de studie van de roestzwammenverspreiding blijkt dat (zeer algemeen) kan worden gesteld dat bij de Scirpeae s.l. meer primitieve soorten worden aangetroffen en de meer geëvolueerde bij de Caricoideae (SAVILE 1979: 484), wat met de hier gestelde hypothese goed overeenkomt.

Embryografisch vormt deze subfamilie een zeer homogene eenheid; alle bestudeerde soorten vertonen een Carex-embryotype, met slechts geringe onderlinge verschillen, behalve bij enkele hoogontwikkelde soorten uit Carex subgenus Primocarex waar b1 en wk beide naar schuin lateraal zijn verschoven en daardoor technisch het Schoenus-type wordt benaderd.

De affiniteiten van de Caricoideae met de andere subfamilies zijn niet zeer duidelijk vast te stellen. Door de eenslachtingheid van de bloemetjes evenwel zijn de Sclerioideae natuurlijk de eerste kandidaat. Door o.a. HAINES & LYE (1972) is een dergelijke hypothese konkreet verwoord en geïllustreerd, met aanduiding van de nodige tussenstappen. In hun opvatting zou

een 2sl caricoïd aartje uit een 2sl sclerioïd aartje zijn ontstaan, door reductie van de glumae onder het vr bloemetje en gelijktijdige uitgroei van het profyl, waardoor dit profyl dus slechts schijnbaar de axillerende gluma van het bloemetje zou zijn. Aardige hypothese, maar daar is geen enkele aanwijzing die deze gedachtenkonstruktie kan steunen. Het lijkt me veel eenvoudiger om aan te nemen dat het vr bloemetje inderdaad geaxilleerd wordt door het profyl (reeds bekend van bij de Dulichieae), te meer daar de positie van het vruchtje de axillerende functie van het profyl bevestigt! Overgangsvormen tussen beide subfamilies ontbreken, de grens is zeer scherp: in bepaalde opzichten (identifikatie, klassifikatie) is dit een voordeel, maar anderzijds maakt de komplette afwezigheid van tussenvormen het ons behoorlijk moeilijk om ons die evolutie voor te stellen. Heel waarschijnlijk hadden Sclerioideae en Caricoideae gemeenschappelijke voorouders, misschien met rhynchosporoïde affiniteiten, en hebben zich deze twee lijnen daaruit verder ontwikkeld, met verdwijning van die vroege stamsoorten.

## 8. SYSTEMATISCHE BESPREKING VAN DE GENERA

---

### Mapanioideae

- |                             |      |
|-----------------------------|------|
| 1. Hypolytreae . . . . .    | .219 |
| 2. Chrysitricheae . . . . . | .271 |

### Cyperoideae

- |                               |      |
|-------------------------------|------|
| 3. Scirpeae . . . . .         | .295 |
| 4. Fuireneae . . . . .        | .341 |
| 5. Eleocharideae . . . . .    | .375 |
| 6. Abildgaardieae . . . . .   | .399 |
| 7. Ficinieae . . . . .        | .445 |
| 8. Cypereae . . . . .         | .477 |
| 9. Dulichieae . . . . .       | .633 |
| 10. Arthrostylideae . . . . . | .651 |
| 11. Rhynchosporae . . . . .   | .677 |
| 12. Schoeneae . . . . .       | .697 |

### Sclerioideae

- |                               |      |
|-------------------------------|------|
| 13. Cryptangieae . . . . .    | .917 |
| 14. Trilepideae . . . . .     | .951 |
| 15. Sclerieae . . . . .       | .979 |
| 16. Bisboeckelereae . . . . . | 1001 |

### Caricoideae

- |                        |      |
|------------------------|------|
| 17. Cariceae . . . . . | 1041 |
|------------------------|------|

- tribus: - samenstellende genera (+ soortenaantal + areaal)
- determineersleutel tot de genera
- taxonomische bespreking (in- en uitwendige affiniteiten)

Bij de bespreking van de bloeistrukturen worden enige afkortingen gebruikt: NVP = normaal vertakkingspatroon, PVP = profyl vertakkingspatroon, TVP = tandem vertakkingspatroon, m = mannelijk, vr = vrouwelijk, 1sl = eenslachtig, 2sl = tweeslachtig, \*A = zie fotoatlas onder het gekombineerde nummer van tribus en genus (met de soorten in alfabetische volgorde). Voor meer gegevens, zie hoofdstuk 2, p. 9-62.

De anatomische gegevens worden beperkt tot een lijst van de literatuurvermeldingen en een aanduiding van het hoofdtype. Voor meer gegevens, zie hoofdstuk 4, p. 93-108.



# 1. Hypolytreae Benth

---

## 1. Overzicht der genera

1. Scirpodendron Zipp. ex Kurz: (2) Sri Lanka, SE.Az., NE.Austr., Polyn.
2. Thoracostachyum Kurz: (5) Seychellen, Indochina, Malesia, Polyn.
3. Exocarya Benth: (1) NE.Austr., SE.Nieuw-Guinea.
4. Hypolytrum L.C. Rich.: (50) pantropisch, vooral equatoriaal.
5. Principina Uittien: (1) eiland Principe.
6. Mapania Aublet: (80) pantropisch, vooral equatoriaal.
7. Paramapania Uittien: (10) Malesia, 1 tot in W.Pacif.
8. Mapaniopsis C.B. Clarke: (2) S.Venez., N.Braz.
9. Diplasia L.C. Rich.: (1) S.C-Am., N.Z-Am.
10. Capitularina Kern: (1) Nieuw-Guinea, Salomons eilanden.

## 2. Sleutel tot de genera

- 1A. Stengel 4-5-kantig, hol, gesepteerd; bloemgestel met 1-vele aartjes hoofdjesachtig samengedrongen, omgeven door 5-8 grote bladachtige involucrale bracteae ..... Capitularina
- B. Stengel niet 4-5-kantig, niet hol, niet gesepteerd; bloemgestel omgeven door 0-3 grote bracteae ..... 2
- 2A. Bladeren 1-4 m lang, met zeer ruwe randen; bloemgestel duidelijk paniculaat met 3 grote involucrale bracteae in een basale schijnkrans ..... Scirpodendron
- B. Niet deze combinatie van kenmerken ..... 3
- 3A. Involucrale bracteae klein, schubvormig; bloeistengel staat lateraal; stijltakken 3 ..... 4
- B. Tenminste 1 grote bladachtige involucrale bractea aanwezig; stijltakken 2 of 3 ..... 5

- 4A. Laterale glumellae met stijve bruine tanden; bloemgestel een anthela, een hoofdje of gereduceerd tot 1 aartje ...  
..... Paramapania
- B. Laterale glumellae met zachte, witte haartjes; bloemgestel een hoofdje of gereduceerd tot 1 aartje .....  
..... Mapania (sect. Macrolepironia, Pandanophyllum)
- 5A. Stijltakken 3 ..... 6
- B. Stijltakken 2 ..... 8
- 6A. Bloemgestel een hoofdje of gereduceerd tot 1 aartje ....  
..... Mapania (sect. Cephaloscirpus, Mapania)
- B. Bloemgestel open ..... 7
- 7A. Bloemgestel met geëtagete schijnkransen; bloemetje met 2 buisvormig vergroeide, niet gecilieerde laterale glumellae ..... Principina
- B. Bloemgestel kort paniculaat; laterale glumellae van het bloemetje niet vergroeid, 2+1+3 glumellae aanwezig .....  
..... Thoracostachyum
- 8A. Bloemgestel kort pluimvormig, of een hoofdje, of een anthela van hoofdjes met talrijke aartjes ..... 9
- B. Bloemgestel een anthela, met alleenstaande aartjes, of aartjes per 3-6(10) ..... 10
- 9A. Glumellae 2+0(1); bloemgestel paniculaat-corymbiform of (zelden) hoofdjesvormig samengetrokken; bladlamina met 1 costa ..... Hypolytrum
- B. Glumellae 2+2(+2); bloemgestel een hoofdje, zelden een anthela van hoofdjes met talrijke aartjes; bladlamina met 3 costae ... Mapania (sect. Tepuianae, Pycnocephala)
- 10A. Aartjes tot 3 cm lang, spoelvormig; bloemetjes met lege laterale glumellae, en 6-8 meeldraden ..... Diplasia
- B. Aartjes kleiner; laterale, gekielde glumellae met elk een meeldraad, en verder nog 3-4 meeldraden ..... 11
- 11A. Aartjes slank spoelvormig, alleenstaand op het uiteinde van de zijtakjes ..... Exocarya
- B. Aartjes ellipsoidaal tot rond, meestal per 3-5 aan het uiteinde van de zijtakjes ..... Mapaniopsis

## 3. Bespreking

Op grond van de aanwezigheid van 2 laterale (meestal) gekielde glumellae, die groter zijn dan de ev. aanwezige andere glumellae, kunnen de genera van deze tribus zeer eenvoudig van de andere Cyperaceae worden onderscheiden: dit lijkt me een zeer duidelijke synapomorfie, gedeeld met de Chrysitricheae.

Anderzijds vertonen de meeste soorten een aantal kenmerken waarvan hier wordt aangenomen dat ze een meer oorspronkelijke situatie in de Cyperaceae voorstellen, nl. 1) de aanwezigheid van enkele tot talrijke SPU's (stamen-perianth-units), die 2) meestal niet in een trimere positie staan, en waarvan 3) het aantal per bloemetje kan variëren, 4) ook de grote, brede bladlamina met 5) duidelijke dwarsnerfjes, en tenslotte 6) het weinig gedifferentieerde embryotype worden tot deze categorie gerekend. Verder blijkt ook dat de hier aangetroffen xyleemvaten tot de minst gespecialiseerde van alle Cyperaceae behoren (CHEA-DLE & KOSAKAI 1972: 223).

METCALFE (1971: 234) somt 5 anatomische kenmerken op, die volgens hem de Hypolytreae karakteriseren, althans in combinatie en met enige omzichtigheid geïnterpreteerd, nl. 1) afwezigheid van de typische siliciumkegeltjes, 2) de gesilicifieerde golvingen van de anticlinale epidermiscelwanden, 3) de duidelijke dwarsnerven in de bladeren, 4) de bijzondere vorm van de epidermiscellen, 5) de fibreuse adaxiale hypodermis in het blad.

Uit dit alles blijkt duidelijk 1) het heterobathmisch karakter van deze tribus, en 2) de ongewone combinatie van groten-deels ongewone kenmerken, waardoor deze genera zich sterk afscheiden van de andere Cyperaceae. Een afscheiding op familieniveau lijkt me evenwel niet aangewezen, gezien de algemene gelijkenissen met de planten uit andere subfamilies (gynoeciumbouw, algemeen bouwplan van het bloemgestel, embryo-ontwikkeling,...).

Aan de bijzondere structuren die deze tribus haar zeer eigen karakter geven, zijn talrijke morfologische beschouwingen gewijd. Twee knelpunten kunnen hierbij worden aangestipt:

- 1) Zijn deze tweeslachtige structuren homoloog met tweeslachtige scirpoïde bloemetjes, of stellen ze een structuur van hogere orde voor, een complex van  $m$  bloemetjes die een centraal vr bloemetje omgeven?
- 2) Zijn de twee laterale gekielde kafjes als één geheel te beschouwen en te homologiseren met een profyl, of stelt elk een profyl voor, waarbij dan het gewone tweekielige profyl als een versmeltingsprodukt moet worden gezien, of moeten we deze structuren als een idiosyncratisch fenomeen beschrijven?

Een antwoord op deze vragen wordt gegeven bij de bespreking van Scirpodendron (Aanvullende gegevens, genus 1.1).

Zoals reeds op verschillende plaatsen aangehaald, beschouw ik hier Scirpodendron als het meest oorspronkelijke genus binnen de tribus, omwille van zijn duidelijk pluimvormig bloemgestel met terminale bloemetjes, goed ontwikkelde maar weinig gedifferentieerde bladeren, waarmee de involucrale bractee weinig verschillen vertonen. Zowel anatomisch als bloeistructureel sluiten Thoracostachyum (pluimvormig bloemgestel) en Mapania (hoofdje of anthela van hoofdjes) goed hierbij aan, maar verschillen door hun reeds vereenvoudigde bloemetjes. Paramapania, Diplasia, Mapaniopsis en Exocarya zijn hiervan afgeleid, met ontwikkeling van hun eigen kenmerken, zoals resp. de stijve bruine tanden op de kiel van de laterale glumellae voor het eerste genus, en het antheloïde bloemgestel voor de andere (waarbij elk nog een aantal specifieke herkenningpunten heeft ontwikkeld, zie sleutel). Hypolytrum en Principina, voor zover ze al generisch zouden verschillen, wijzen m.i. een verdere tak in de ontwikkeling aan, nl. sterke reductie van het bloemetje (glumellae in principe beperkt tot de 2 laterale), maar het is niet zeer duidelijk waaruit dit takje is weggegroeid. Thoracostachyum kan in aanmerking komen, maar eigenlijk beschikken we over te weinig gegevens uit een te gering aantal disciplines om duidelijke en gefundeerde uitspraken te kunnen doen. Het goed te onderscheiden genus Capitularina tenslotte biedt nog een bijkomend probleem, nl. dat ze zich door haar gesepteerde en kantige stengel ook laat aansluiten bij de Chrysitricheae; maar anderzijds is er het terminale bloemgestel met meestal talrijke aartjes en de bladachtig ontwikkelde bladeren en involucrale bractee. Helaas ontbreken embryografische gegevens, wellicht zouden deze uitsluitsel brengen over dit probleem.

Bij de verdeling van de bekende soorten over de verschillende genera kan ik doen opmerken dat zich reeds heel wat verschuivingen hebben voorgedaan, en dat de huidige inzichten nog niet zeer bevredigend kunnen worden genoemd. Belangrijk hierbij is de vaststelling door de anatoom BAAS (1969: 10-14) dat zijn anatomische bevindingen wezen op een merkelijke heterogeniteit binnen het genus Thoracostachyum, dat op bloeistructurele gronden was afgegrensd en homogeen bevonden: "Some basic mistakes must have been made either in our anatomical evaluation or in attaching too much value to some floral characters". RAYNAL (1976a: 535) komt na een min of meer vergeefse speurtocht naar gekorreleerde kenmerken om de secties binnen Mapania en Hypolytrum op een beter gefundeerde manier uiteen te halen, tot een gelijkaardige uitspraak: "Il est à souhaiter que des observations nouvelles viennent permettre la construction d'une taxonomie fondée sur des faits originaux venant relayer une morphologie à court d'arguments".

### 1.1. Scirpodendron Zipp. ex Kurz

---

#### 1. Taxonomie

Type: S. costatum (Thw.) Kurz, nom. illeg. (= S. ghaeri (Gaertn.) Merr.

De enige soort uit dit monotypische genus is oorspronkelijk beschreven geweest als een Oleaceae-soort (!) op basis van arm typemateriaal, bestaande uit enkele jonge vruchtjes. Pas na lange tijd zijn ze herkend als vruchtjes van een soort uit een ondertussen opgericht genus Scirpodendron, en nog wat later is de nodige combinatie gemaakt. Door PFEIFFER (1925b: 240; 1925e: 446-447; 1930b: 20-21) is nog gepoogd om de oudere naam Ptycho-carya R.Br. ex Wall. ingang te doen vinden, maar omdat deze naam niet rite was gepubliceerd (nom. nud. in syn.), is dit niet doorgegaan. Zeer recent zou nog een tweede, nieuwe soort zijn ontdekt, een die in alle delen kleiner is dan de bekende (S.S. HOOPER, mond. med. 1984).

Deze plant is in cyperologische middens beroemd (of be-rucht?) geworden, nadat haar een bijzondere positie was toegekend, min of meer basaal in de fylogenese, eerst door HOLTUM (1948: 527) en later ook door andere auteurs (KERN 1962a:141-142; KUKKONEN 1967a: 30; KERN 1974: 445; GOETGHEBEUR 1981b: 49), omwille van de aanwezigheid van een groot aantal primitieve kenmerken, zoals beschreven in deel 2A4.

De affiniteiten zijn altijd met de Hypolytreae gelegd, wat zeer begrijpelijk is, omwille van het bezit van de zeer karakteristieke twee laterale gekielde glumellae die telkens de andere glumellae van de laterale bloemetjes min of meer omgeven. Volgens PFEIFFER (1925e: 452-453) is Diplasia een nauwe verwant, omdat hij bij dit genus ook aartjes met terminale bloemetjes zou hebben waargenomen, wat echter door geen enkele latere auteur kon worden bevestigd. Een andere mening is door KOYAMA (1966: 151) en BAAS (1969: 10) naar voor gebracht, vooral gebaseerd op sterke anatomische gelijkenissen, nl. dat Scirpodendron zeer dicht bij Mapania en Thoracostachyum zou staan.

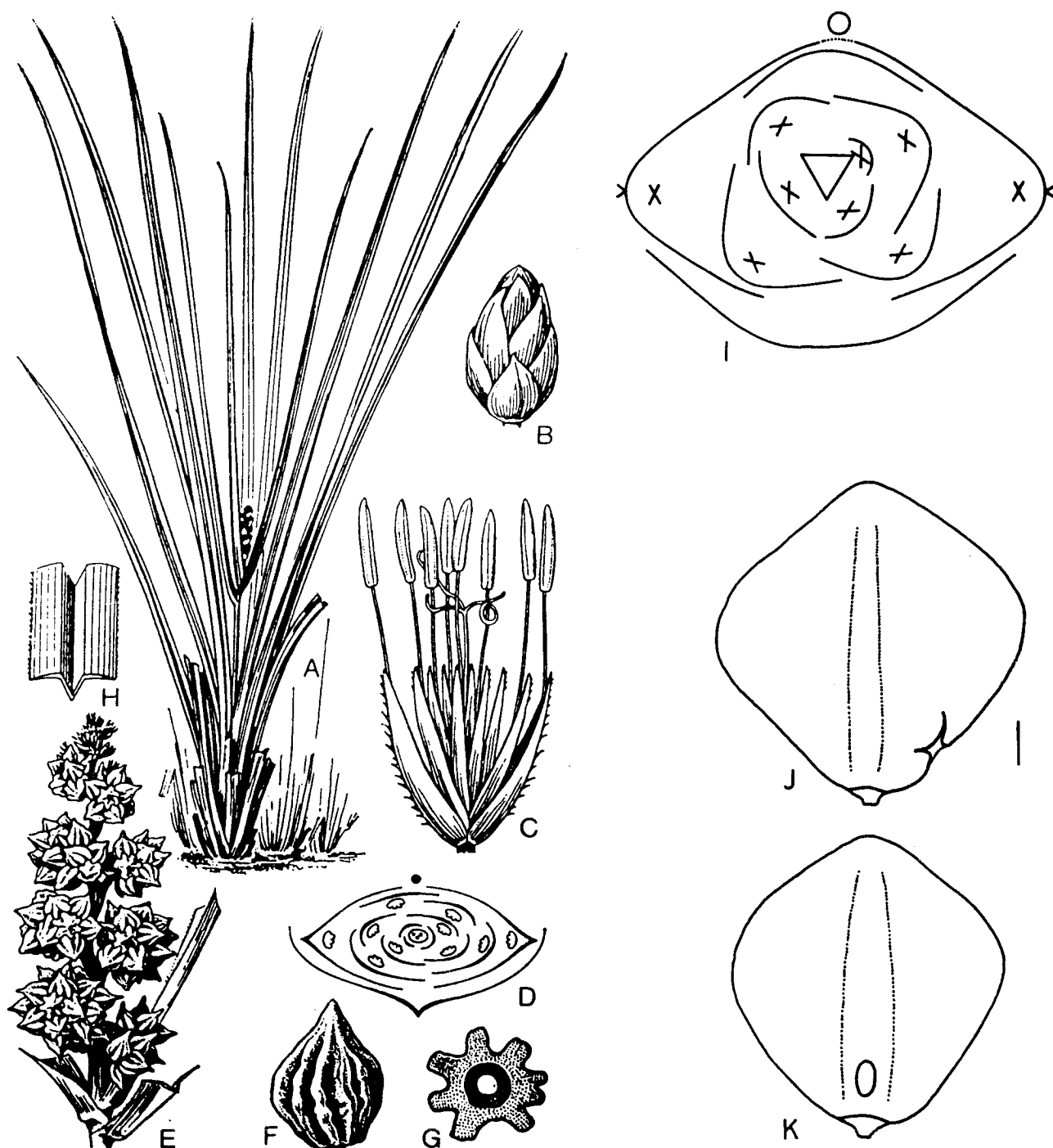


FIG. 8.1.1

*Scirpodendron ghaeri* (Gaertn.) Merr. -A: habitus. -B: lateraal aartje + bractea, vooraanzicht. -C: lateraal bloemetje, zijzicht. -D: id., bovenzicht. -E: vruchtgestel. -F: vruchtje. -G: id., dwarse doorsnede. -H: blad, detail. -I: lateraal bloemetje, bovenzicht. -J: embryo, sagittaal. -K: id., frontaal. (A-H: uit DAHLGREN c.s. 1985: fig. 13; I: naar CLARKE 1909: t. 116; J-K: Meijer SAN 22621, K).

## 2. Gegevens per soort

1) Scirpodendron ghaeri (Gaertn.) Merr.

A. Bloemgestel: (BENTHAM 1878: 341-342; GOEBEL 1888: 122-126; HOLTUM 1948: 527; KERN 1962a: 142 & 1974: 456, fig. 3; MEERT & GOETGHEBEUR 1979: 131, fig. 2-3; GOETGHEBEUR 1981b: 49) (FIG. 1.1.1)

- De hoofdas is vertakt volgens een min of meer open NVP; de laagste drie bracteae staan dicht opeen, zonder gesloten bladscheden.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP; over de profyllen is niets bekend.
- Een aartje is opgebouwd uit een min of meer groot aantal spiralig geplaatste glumae, elk met een lateraal (vaak 2sl) bloemetje; de rachilla wordt afgesloten door een terminaal (vaak 2sl) bloemetje: "the apex of the whole spikelet is ... an ovary" (HOLTUM 1948: 527).
- Een terminaal bloemetje bestaat uit een centraal gynoceum (met 2-3 stijltakken) omgeven door een wisselend aantal spiralig geplaatste glumellae, meestal elk een meeldraad axillerend.
- Een lateraal bloemetje is hiervan verschillend doordat de glumellae niet duidelijk spiralig staan ingeplant, eerder in kransen van drie (HOLTUM 1948: 527), en de laagste twee, lateraal geplaatste glumellae zijn sterk samengedrukt, gekield en meestal gecilieerd.

Besluit: Hypolytrum-type, met een primitief kenmerk: aartjes met een terminaal bloemetje.

## B. Embryo: (FIG. 8.1.1)

- De omtrek is afgerond ruitvormig, met de kotylrand boven het midden.
- Sagittaal: - b1 is zwak ontwikkeld, sublateraal;  
              - wk is zwak ontwikkeld, basaal, iets uit het symmetrievlak.
- Frontaal: - ks is breed spleetvormig tot ellipsvormig, sublateraal waarneembaar, boven b1, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, matig gedifferentieerd.

## C. Anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 148-149, sub Ptychocaryum).
- KOYAMA (1966: 145, fig. 36-38).
- METCALFE (1971: 452-455).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- A. Corner 25, Salomons eilanden (K)
- J.J. Koorders 41443 B, Java (L)
- W. Kostermans 1644, Molukken (L)
- H. Lörzing 15847, Sumatra (L)
- W. Meijer SAN 22621, Borneo (K)
- E.D. Merrill BS 1295, Filippijnen (L)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- De boven beschreven samenstelling van de bloemetjes is de gewone toestand, vaak zijn reducties merkbaar, zowel in de m als in de vr delen. Soms echter axilleren de twee laterale, gekielde glumellae (van de laterale bloemetjes) elk zelf een min of meer gereduceerd bloemetje, dat soms zelfs 2sl kan zijn (GOEBEL 1888: 122-126, pl. 14, 2-6; KERN 1974: 456). Deze gevallen worden hier anders geïnterpreteerd dan bij voormelde auteurs, nl. een dergelijke eenheid is een complex van 1 terminaal bloemetje (zonder laterale glumellae!) met twee (zeer) gereduceerde laterale bloemetjes. Ook GOEBEL (l.c.) had zich zoiets voorgesteld, maar dan met deze structuren beschouwd als aartjes i.p.v. als bloemetjes. Er blijkt dan ook dat het fundamenteel geachte onderscheid tussen aartje en bloemetje (vertakingsgraad) in deze primitieve soort vervaagt. Men kent nl. een complete overgangsreeks van relatief goed ontwikkelde bloemetjes geaxilleerd door een van de "laterale glumellae" (die in zo'n geval als gluma worden beschouwd) over de gereduceerde m bloemetjes (die nog slechts a.h.v. hun glumella(e) als dusdanig zijn te herkennen) naar de éne meeldraad zonder glumellae, die dan als m onderdeel (SPU) van een lateraal 2sl bloemetje wordt beschouwd, geaxilleerd door een laterale glumella.



- Omwille van het gesloten karakter van de aartjes (met terminaal een 2sl bloemetje), is voorgesteld om dit type "aartje" een "protospicula" te noemen, een semofyletische voorloper van de cyperoïde aartjes (MEERT & GOETGHEBEUR 1979: 131, 141, fig. 2-3; GOETGHEBEUR 1981b: 49). Hierbij kan nog worden opgemerkt dat, ondanks de heldere beschrijving van de situatie bij GOEBEL (l.c.) en KERN (l.c.), HAINES & LYE (1976: 66) duidelijk de essentie van de zaak niet hebben begrepen, vermits zij over de "keeled scales" stellen: "though in Scirpodendron they are lacking in the upper "flowers" as in Scirpus membranaceus". Bij deze laatste soort zijn de twee laterale glumellae inderdaad slechts bij de lagere bloemetjes ontwikkeld, niet meer bij de hogere (eveneens laterale) bloemetjes.

De situatie is echter compleet verschillend bij Scirpodendron: daar gaat het niet om een reductie van glumellae die normaliter aanwezig zouden moeten zijn, want ze zijn aanwezig! Ze zijn aanwezig onder een andere vorm, nl. niet gekield, noch gecilieerd, maar gebouwd net als de andere, en daardoor niet zo opvallend als de gekielde laterale glumellae bij laterale bloemetjes.

- Zoals reeds vroeger besproken in het deel handelend over de morfologie van het bloemgestel en de homologie van de onderscheiden delen, bestaan grosso modo twee opvattingen over de bloeistrukturen van de Hypolytreae, i.c. Scirpodendron.

1) Een aantal auteurs nemen elk gynoecium en elke meeldraad (+ ev. kafje) voor een resp. vr en m "bloem", die samen een 2sl "aartje" zouden vormen, en samen met andere "aartjes" bouwen ze dan een "aartjescomplex" (zie o.a. GOEBEL 1888: 122-126; PFEIFFER 1925b: 453; KOYAMA 1967b: 24 & 1969: 201; EITEN 1976a: 89-90; RAYNAL 1976a: 532-534).

2) Andere auteurs beschouwen elk onderdeel, bestaande uit een ovarium en de omgevende glumellae en meeldraden, als een structuur homoloog met het klassieke cyperoïde "bloemetje", en dat is de opinie die ook hier wordt weergegeven (zie o.a. BENTHAM 1877a: 511 & 1878: 341; UITTIEN 1935a: 186; HOLTUM 1948: 526; KERN 1974: 456; KOYAMA 1982: fig. 2D).

- Tenslotte nog een opmerking over een nauw met het vorige in verband staande probleem, nl. de interpretatie van de twee laterale gekielde glumellae, die een van de meest kenmerkende fenomenen van de Hypolytreae s.l. voorstellen. Meestal (altijd?) worden ze als "profyllen" beschouwd, en daarbij is het dan soms onduidelijk of men die twee glumellae als het splitsingsprodukt van één profyl (klassiek bij monocotylen), of het ene profyl bij de andere Cyperaceae als het versmeltingsprodukt van de twee laterale "profyllen" ziet (BENTHAM 1877a: 508 & 1878: 341-342; GOEBEL 1888: 123-126; PFEIFFER 1925e: 456, e.a.; BLASER 1944: 62; HOLTUM 1948: 527; KOYAMA 1969b: 208, fig. 10-13, 28 & 1971: fig. 14-17; KERN 1974: 490). Indien de 2sl bloemetjes als 2sl aartjes worden geïnterpreteerd, dan zouden inderdaad deze twee, vaak vergroeide kafjes als één aartjesprofyl kunnen worden beschouwd; maar zoals gezegd, veel auteurs zien deze structuur werkelijk als een 2sl bloemetje, en dan rijst natuurlijk de vraag waarom slechts bij deze genera (van de Hypolytreae) een profyl bij de bloemetjes zou aanwezig zijn, en nergens anders bij de Cyperaceae?

Het antwoord is duidelijk: het gaat hier helemaal niet om een profyl! De twee laterale gekielde glumellae kunnen niet homoloog worden gesteld met het dubbelgekielde ene profyl; dit laatste is een enkelvoudige structuur, bestaande uit een omgevormde bractea of gluma (naargelang van de plaatsing) met eventueel één enkele okselknop, terwijl de twee laterale glumellae zeer duidelijk hun dubbele natuur tonen, ontogenetisch (GOEBEL 1888: 126, fig. 9-11) en ook functioneel, want beide dragen vaak ofwel een meeldraad, ofwel een complexere structuur (GOEBEL 1888: 123-125).

B. Embryo: —

C. Vegetatieve anatomie:

- BAAS (1969: 10) heeft bij een uitvoerige anatomische studie van de Hypolytrum-soorten ook de affiniteiten van dit genus t.o.v. de andere Hypolytreae onderzocht. Het blijkt dat door diverse kenmerken Scirpodendron zeer dicht staat bij Mapania en Thoracostachyum; met dit laatste genus heeft het trouwens een zeer ongewoon type siliciumafzettingen gemeen (METCALFE 1971: 454).

#### 4. Bespreking

Door het bezit van twee laterale gekielde glumellae per lateraal bloemetje, door het zeer goed ontwikkeld bloemgestel en de luxuriante habitus komt deze soort zonder enige twijfel in de Hypolytreae s.s. terecht.

In deze soort zijn daarenboven een groot aantal primitieve kenmerken aanwezig (cf. deel 2A4), de aanwezigheid van terminale bloemetjes op de aartjes is hierbij van wezenlijk belang. Wellicht is Scirpodendron evolutief niet ver verwijderd van de voorouders van de Hypolytreae, maar als voorouderlijk type van alle Cyperaceae kan deze plant m.i. niet worden beschouwd, o.a. precies door het bezit van het hypolytroïde kenmerk bij uitstek, de twee laterale gekielde glumellae, die nergens anders bij de Cyperaceae voorkomen.

Binnen de Hypolytreae lijken nauwe affiniteiten te bestaan met Mapania, op bloeimorfologische (KERN 1962a: 144) en anatomische gronden (BAAS 1969: 16); de embryografie levert hier niet zoveel gegevens op als bij de meeste andere tribus, omwille van de weinig gedifferentieerde embryo's die hier worden aangetroffen.

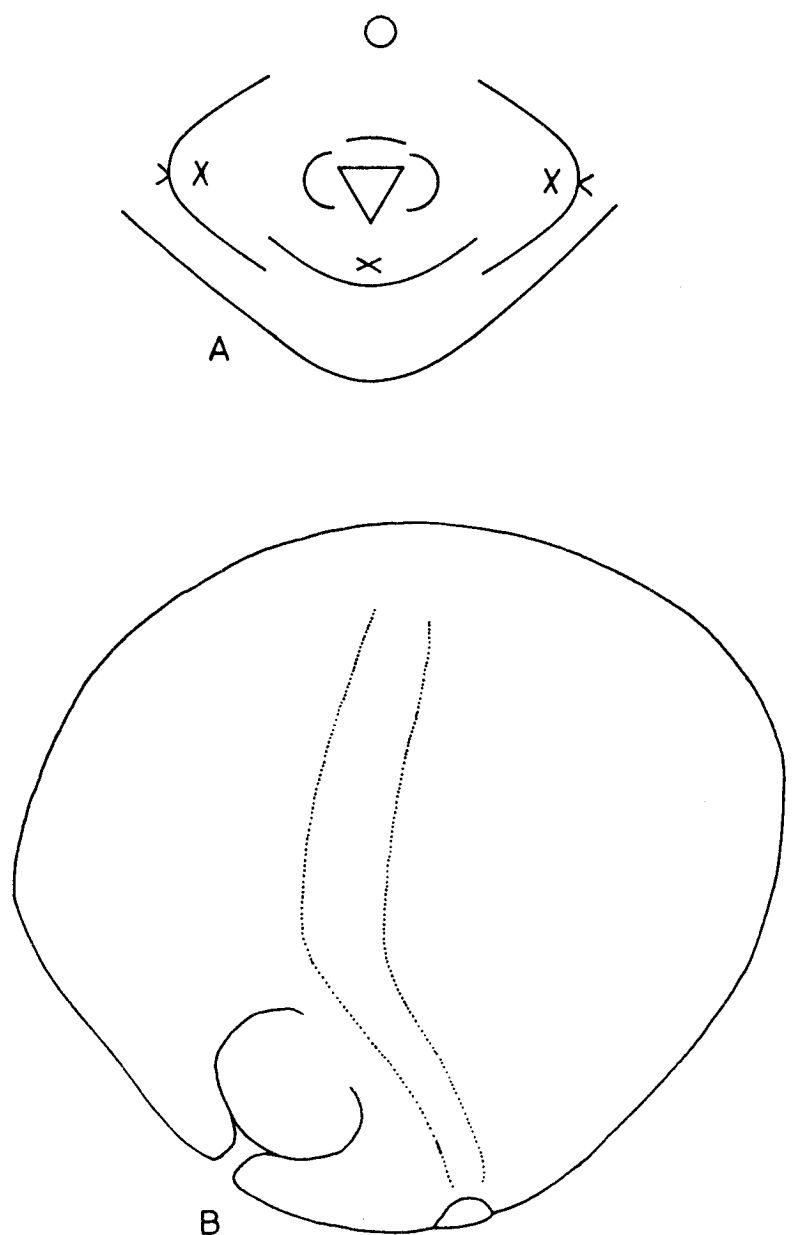


FIG. 8.1.2

*Thoracostachyum bancanum* (Miq.) Kurz -A: bloemetje, bovenzicht. -B: embryo, sagittaal. (A: naar CLARKE 1909: t. 107; B: naar VAN DER LINDEN 1971: fig. 58).

## 1.2. Thoracostachyum Kurz

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: T. bancanum (Miq.) Kurz (lectotypifikatie in KOYAMA 1967b: 50, in adnot.).

Dit genus omvat een 7-tal soorten, alle nauw met elkaar want (UITTIEN 1936a: 134; KERN 1974: 464), tenminste indien men zich hierbij laat leiden door de bloeistrukturen; anatomische gegevens hebben ernstige problemen doen rijzen (zie Aanvullende gegevens)!

Uit de synonymie bij UITTIEN (1936a: 136-140) en KERN (1974: 464-466) blijkt dat de verwarring vroeger groot was, en de kennis van de generische grenzen klein, vermits de betreffende soorten in Lepironia, Hypolytrum, Pandanophyllum of Mapania zijn geplaatst. Geleidelijk aan raakten de grenzen duidelijker gefixeerd in de loop van diverse monografische studies, zodat we nu met KERN (1974: 464) grofweg kunnen stellen: "Thoracostachyum combines the habit of Hypolytrum with the flower-structure of Mapania". KOYAMA (1967b: 50) tenslotte heeft dit genus als sectio in zijn Mapania s.l. opgenomen.

### 2. Algemene gegevens

A. Bloemgestel: (CLARKE 1909: t. 107-108; UITTIEN 1936a: fig. 1; KERN 1974: 464-466, fig. 8) (FIG. 8.1.2)

- De hoofdas vertakt volgens een min of meer open NVP; de grote bracteae zijn open en profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld.
- De zijassen herhalen het patroon van de hoofdas, maar hun eerste internodium is min of meer gestrekt, zodat een min of meer pluimvormig bloemgestel wordt gevormd.
- Een aartje is opgebouwd uit een min of meer groot aantal spiraalig geplaatste glumae, de meeste met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2 laterale gekielde glumellae, elk met een meeldraad, verder een derde glumella mediaan vooraan, met meeldraad, en tenslotte drie meestal lege glumellae (1 mediaan achteraan en 2 schuin vooraan) die een trimeer gynoeceium omgeven.

Besluit: Hypolytrum-type.

## 1.2. Thoracostachyum

B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 62, fig. 58) (FIG. 8.1.2)

- De omtrek is ongeveer cirkelrond.
- Sagittaal: - b1 is matig ontwikkeld, schuin lateraal;  
- wk is weinig ontwikkeld, ingezonken, basaal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, schuin lateraal voor b1 en dwars op b1.

Besluit: Carex-type, matig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 153-154).
- KOYAMA (1966: 145-146, fig. 9, 10, 16).
- BAAS (1969: 10-14).
- METCALFE (1971: 518-521, fig. 65 p.p.).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- T. bancanum (Miq.) Kurz: Bracke 10018, Borneo (L)
- T. sumatranum (Miq.) Kurz:  
Jeswiet 117, Nieuw-Guinea (WAG)  
Pleyte 547, ibid. (L)

## 3. Aanvullende gegevens

A. Bloemgestel:

- De typische bouw van het bloemetje is zoals hier weergegeven (2+1+3 glumellae met 2+1+0 meeldraden), waardoor de bouw van sommige Mapania-bloemetjes zeer dicht wordt benaderd (CLARKE 1909: t. 108; PFEIFFER 1925e: 457; KERN 1974: 464; EITEN 1976a: 90). Variaties zijn echter bekend, o.a. uit VALCKENIER SURINGAR (1912: 710, t. 117) en KERN (1974: 464); jammer genoeg is het onduidelijk of de afwijkingen konstant zijn voor een plant of een soort, dan wel voor slechts enkele, toevallig bestudeerde bloemetjes, verspreid over de aartjes van een plant. Dit maakt m.i. een belangrijk verschil uit bij de interpretatie van de generische variabiliteit en kan bijgevolg van groot belang zijn bij de generische omschrijving.

B. Embryo: —

C. Vegetatieve anatomie:

- KOYAMA (1966: 151) beweert dat de duidelijkste affiniteit van Thoracostachyum (bancanum!) met Mapania ligt, vooral omwille van het gemeenschappelijk bezit van een bijzonder type siliciumlichaampjes in de epidermiscellen, en dat beide genera anatomisch niet zijn uiteen te houden, en wat later (KOYAMA 1967b: 50) wordt dit genus inderdaad als sectio in Mapania opgenomen.
- BAAS (1969: 10-14) daarentegen heeft deze zaak wat kritischer bestudeerd. Hij komt voor T. bancanum tot dezelfde konklusie als KOYAMA, maar bij de tweede bestudeerde soort T. floribundum (Nees) C.B. Clarke ontbreken de typische kenmerken voor Mapania, en waren integendeel sterke affiniteiten met Hypolytrum merkbaar. De bloeistrukturen van deze plant werden grondig gecontroleerd, maar bleken niet verschillend van de andere Thoracostachyum-soorten. BAAS (1969: 10) suggereert dan ook in de passende konklusie: "Some basic mistakes must have been made either in our anatomical evaluation or in attaching too much value to some floral characters". Verder heeft hij ook kunnen vaststellen dat diverse kenmerken, door KOYAMA (1966) aangeduid als generisch stabiel, voor een deel binnen een en dezelfde soort kunnen variëren (BAAS 1969: 9-10).

#### 4. Bespreking

De plaats in de tribus Hypolytreae kan niet in twijfel worden getrokken, o.a. door de aanwezigheid van de typische laterale gekielde glumellae.

Binnen deze groep moeten we de verwantschap misschien zoeken bij Mapania, waarop Thoracostachyum het best lijkt qua bloemstructuur en vegetatieve anatomie; verschillen zijn evenwel nog te vinden in het open, pluimvormig bloemgestel (gedrongen hoofdesachtig bij Mapania) en in de vruchtbouw (hard, benig i.p.v. zacht, steenvruchtachtig), waardoor affiniteiten met Hypolytrum mogelijk zijn.

Het probleem van de anatomisch afwijkende T. floribundum kan hier niet worden opgelost, bij gebrek aan studiemateriaal, en ook wel doordat geen nieuwe kenmerken voor de genera in deze tribus konden worden aangeduid. Wanneer bijgevolg de klassieke kenmerken (bloemetjesbouw en anatomie) elkaar tegenspreken, kan hier niets nieuws worden toegevoegd. Alleen wil ik wijzen op de afwijkende aartjesonttrek (smal obovaat, tegenover ovaat of elipsvormig, UITTIEN 1936a: fig. 1) en de bijzondere verspreiding van deze soort (Seychellen, tegenover Zuidoost-Azië en verder zuidoostelijk).

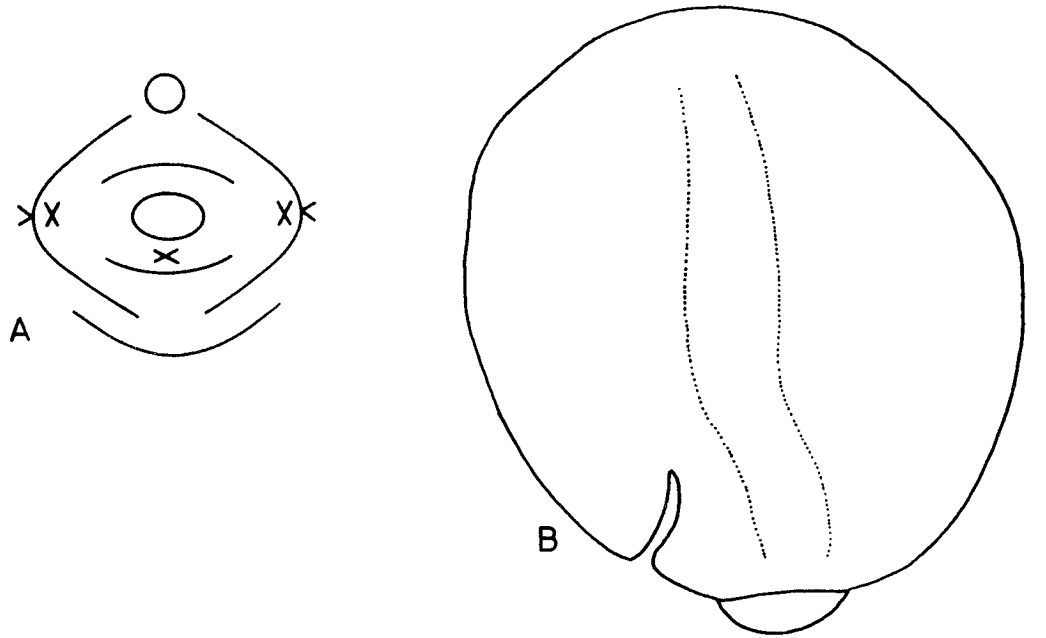


FIG. 8.1.3

Exocarya sclerioides (F. v. Muell.) Benth. -A: bloemetje, bovenzicht. -B: embryo, sagittaal. (A: naar CLARKE 1909: t. 118; B: naar VAN DER LINDEN 1971: fig. 55).



### 1.3. Exocarya Benth.

---

#### 1. Taxonomie

Type: E. sclerioides (F.v.Muell.) Benth.

Ook dit genus is monotypisch en kent een beperkt areaal. Ooit is wel een tweede soort beschreven, maar deze gaf slechts uitdrukking aan een gewone infraspecifieke variabiliteit (PFEIFFER 1925e: 451; BLAKE 1943b: 72-73). Het gekende areaal was tot voor kort beperkt tot het Australische vasteland, maar recent is deze soort ook gevonden op een eiland voor de zuidoostelijke kust van Papua-Nieuw-Guinea (KERN & NOOTEBOOM 1979: 186-187).

Door de opvallende habitus (d.w.z. tussen de verwanten valt deze soort op) is dit genus nooit met andere verward of samengevoegd. Wel kan hier gewezen worden op het basionym Cladium sclerioides F.v.Muell., en een synonym Scleria ustulata Bail., die beide wijzen op een -oppervlakkige- gelijkenis met Scleria.

#### 2. Gegevens per soort

##### 1) Exocarya sclerioides (F.v.Muell.) Benth.

A. Bloemgestel: (BENTHAM 1877b; CLARKE 1909: t. 118)  
(FIG. 8.1.3)

- De hoofdas vertakt volgens een min of meer open NVP; de bracteae hebben een korte, gesloten bladschede, profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld.
- De zijassen herhalen het patroon van de hoofdas, maar hun eerste internodium is gestrekt; samen vormen ze een anthela.
- De aartjes zijn opgebouwd uit een groot aantal spiralig geplaatste glumae; ca. 10 lagere zijn leeg, de volgende dragen elk een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2 laterale gekielde glumellae met elk een meeldraad, een derde mediane glumella vooraan, met meeldraad, en een vierde lege glumella mediaan achteraan; centraal bevindt zich een dorsiventraal afgeplat dimeer gynoecium.

Besluit: Hypolytrum-type.

B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 69, fig. 55) (FIG. 8.1.3)

- De omtrek is bijna cirkelrond tot zeer breed ellipsvormig.
- Sagittaal: - noch b1, noch ks zijn gevormd, alleen een schuin laterale gleuf is merkbaar.
- wk is zwak ontwikkeld, basaal.

Besluit: Carex-type, zeer zwak gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 155).
- KOYAMA (1966: 138-139, fig. 25-27).
- BAAS (1969: 10-14).
- METCALFE (1971: 264-266).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- R.L. Correll s.n., Australië (GENT)

### 3. Aanvullende gegevens

A. Bloemgestel: —

B. Embryo: —

C. Vegetatieve anatomie:

- Volgens KOYAMA (1966: 139, 149) bezit dit genus een aantal ongewone kenmerken, ongewoon voor de tribus en zelfs voor de Cyperaceae: de mediaan adaxiale epidermiscellen zijn niet blaasvormig vergroot, het mesofyl is niet gedifferentieerd in palissade- en sponsparenchym, en de cellen zijn niet gelobd en niet opvallend georiënteerd.

#### 4. Bespreking

Ondanks enige oppervlakkige gelijkenissen met Cladium s.l. (vrucht) en Scleria (bloemgestel, habitus), wijst de bouw van het bloemetje duidelijk en overtuigend naar de Hypolytreae, omwille van de twee laterale gekielde glumellae.

Binnen de Hypolytreae is het eigenlijk niet te verwarren met enig ander genus door de opvallende habitus. Affiniteiten zijn aanwijsbaar met Hypolytrum, anatomisch (BAAS 1969: 19) en bloeimorfologisch (BENTHAM 1877b); de andere genera lijken verder verwijderd, behalve ook weer Thoracostachyum.

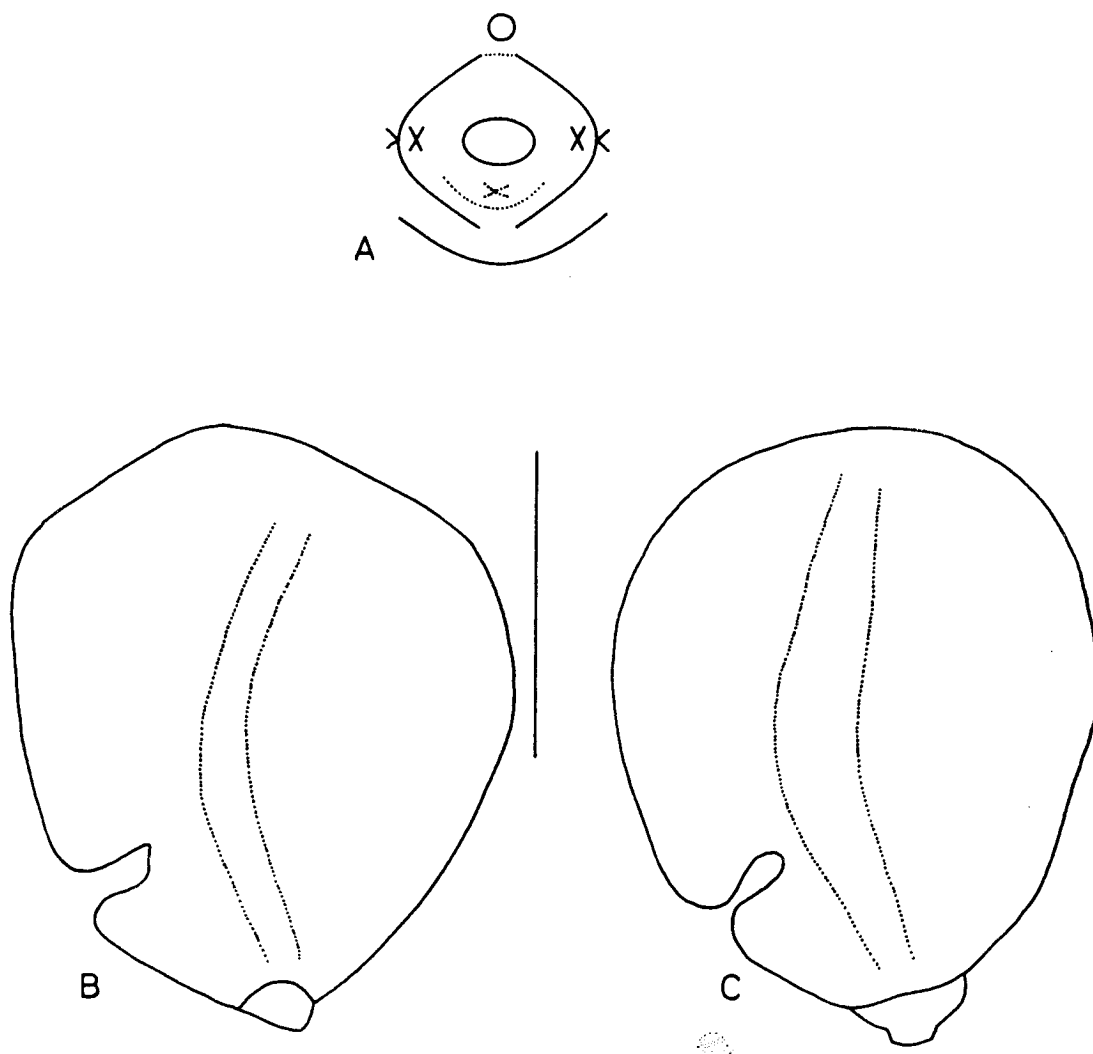


FIG. 8.1.4

*Hypolytrum* -A: bloemetje, algemeen bovenzicht.

*H. compactum* Nees et Mey. ex Kunth -B: embryo, sagittaal. (B: naar VAN DER LINDEN 1971: fig. 53).

*H. longifolium* (L.C. Rich.) Nees, s.l. -C: embryo, sagittaal. (C: o.c.: fig. 51).

# 1.4. Hypolytrum L.C. Richard

---

## 1. Taxonomie

Lectotype: H. latifolium L.C. Richard, nom. illeg. (= H. nemorum (Vahl) Sprengel) (KOYAMA 1961: 68)

Reeds van bij de oprichting is enige verwarring binnengeslopen in de omschrijving van dit pantropische genus. Hypolytrum, zowel als Hypaelyptum Vahl p.p. typ. met lectotype: H. pungens Vahl, nom. illeg. (= Scirpus pulcher Rudge), lectotypifiekatie in GOETGHEBEUR & VAN DEN BORRE (1986, in voorb.), als Tunga Roxb. p.p. non typ. met lectotype: T. triceps Roxb., nom. illeg. (= Hypaelyptum sphacelatum Vahl), lectotypifiekatie in GOETGHEBEUR & VAN DEN BORRE (1986, in voorb.), bevatten naast de échte Hypolytrum-soorten ook wat Lipocarpha-elementen. Dit nu vreemd lijkende feit was te wijten aan een bijzonder verkeerd gelegde homologierelatie tussen de twee laterale glumellae van Hypolytrum en de twee dorsiventrals "squamae hypogynae" (= profyl en gluma van het eenbloemig aartje) bij Lipocarpha. Met de oprichting van Lipocarpha is de eerste grote zuivering begonnen (zie Lipocarpha-taxonomie, genus 8.19). Nog twee andere, jongere genera komen hier in de synonymie terecht, Beera P. Beauv. ex Lestib., zonder valied beschreven en gepubliceerde soorten, en Albikia J.S. & K.B. Presl, met als syntypes A. schoenoides Presl, nom. illeg. (= Scirpus anomalus Retz.) en A. scirpoides Presl, nom. illeg. (= Schoenus nemorum Vahl), beide namen nu beschouwd als synoniemen van H. nemorum (Vahl) Sprengel.

Een hele tijd, met een nog gering aantal bekende soorten, leek het eenvoudig om Hypolytrum, Mapania en Thoracostachyum uiteen te houden; het eerste omvatte in principe de soorten met een open, min of meer pluimvormig-corymbiform bloemgestel, bloemetjes met 2 glumellae en een dimeer gynoecium. In het begin van deze eeuw werden steeds meer nieuwe soorten verzameld en geleidelijk raakten de eens zo duidelijke grenzen vervaagd. UITTIEN (1935a) heeft voor de oostelijke Paleotropis deze zaak grondig bestudeerd; de diverse bekende genera werden grondig uitgezuiverd en voor enige min of meer tussenliggende soorten richtte hij het genus Paramapania op, met blijkbaar goede argumenten.

Tot vrij recent leek dit probleem dus opgelost, maar in zijn studies van Afrikaanse Hypolytrum-soorten kwam RAYNAL (1968d: 429) tot de konstatacie dat qua vruchtmorfologie Hypolytrum eigenlijk opvallend heterogeen blijkt, en zelfs duidelijke parallellen vertoont met Mapania. Niettemin blijft hét duidelijkste kenmerk voor Hypolytrum het bloemetje met de twee en slechts twee laterale, gekielde glumellae; maar ook hier op nieuw: zeer zelden is een derde mediane glumella vooraan aanwezig!

## 2. Algemene gegevens

A. Bloemgestel: (CLARKE 1909: t. 103-107; KERN 1974: 489-494, fig. 18-20) (FIG. 8.1.4)(\*A)

- De hoofdas is vertakt volgens een open tot dicht NVP; de bracteae zijn meestal open, soms bezitten ze een gesloten bladschede, profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld. Soms dragen de laagste bracteae een drietal zijtakken, die dan erg lijken op de collaterale takken van bvb. Cyperus papyrus L.
- De zijassen (indien vertakt) herhalen het patroon van de hoofdas; hun eerste internodium is al of niet gestrekt. Aan de toppen dragen deze zijassen de al of niet gesteelde aartjes.
- Een aartje is opgebouwd uit een aantal spiralig geplaatste glumae, waarvan de meeste een 2sl bloemetje dragen.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2 laterale gekielde glumellae, elk met een meeldraad, zelden met nog een derde, kleinere glumella met meeldraad mediaan vooraan, zeer zelden is zelfs een vierde meeldraad (met glumella?)esignaleerd, mediaan achteraan (CLARKE 1909: t. 103, fig. 4, sub H. pungens Kunth); centraal bevindt zich nog een dimeer, dorsiventraal afgeplat gynoecium.

Besluit: Hypolytrum-type.

B. Embryo: (JUGUET 1970a: 280-281, pl. 5-6; VAN DER LINDEN 1971: 65-67, fig. 51-54) (FIG. 8.1.4)

- De omtrek is breed ellipsvormig tot breed afgerond obtrullaat.
- Sagittaal: - b1 en ks zijn niet ontwikkeld, slechts een laterale gleuf duidt de plaats aan waar b1 zal ontstaan;  
- wk is zwak ontwikkeld, basaal.

Besluit: Carex-type, zeer zwak gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 575).
- PFEIFFER (1927a: 154-155).
- CHERMEZON (1937: 240).
- KOYAMA (1966: 139-142, fig.1-8,11-12,15,18-19,23-24).
- BAAS (1969).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- H. africanum Nees ex Steud.:  
P. Adames 763, Liberia (WAG)
- H. compactum Nees et Meyen:  
Brass 27770, Nieuw-Guinea (L)  
Womersley & van Royen 5857, ibid. (L)
- H. heteromorphum Nelmès:  
A. Leeuwenberg 2546, Ivoorkust (WAG)  
id. 5943, Kameroen (WAG)
- H. nemorum (Vahl) Spreng.: Bartlett 6851, Sumatra (L)
- H. sylvaticum Poepp. et Kunth:  
F. Breteler 3709, Venezuela (WAG)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- CLARKE (1909: t. 103, fig. 4, 13) toont een Hypolytrum-bloemetje met 4 meeldraden, omgeven door een buisvormig vergroeiingsprodukt van een aantal glumellae; tussen de meeldraden bevinden zich 4-5 plooivormige instulpingen. Sommige auteurs menen daaruit te mogen besluiten dat in die gevallen 4 glumellae het bloemetje zouden opbouwen (EITEN 1976a: fig. 13; KOYAMA 1970: 62). Daarvoor zie ik echter geen aannemelijke reden, vermits niet zelden lichte structuren als glumellae tijdens hun groei rond meeldraden ingedeukt raken, zodat dit geen afbreuk hoeft te doen aan de oorspronkelijke tweetalligheid bij Hypolytrum.  
Werkelijke en konstante drietalligheid daarentegen is wel degelijk aanwezig bij een soort met niet-vergroeide glumellae, H. strictum Poepp. et Kunth (KOYAMA 1970: 83-85, fig. 6E); bij nog enkele andere soorten met niet-vergroeide glumellae kan een derde glumella sporadisch voorkomen, zoals bij H. schraderianum Nees, H. supervacuum C.B. Clarke, H. pulchrum (Rudge) H. Pfeiffer (KOYAMA 1970: 57, 59, 60).

- Gewoonlijk kunnen de grote Hypolytrum-soorten van Mapania worden herkend a.h.v. het open bloemgestel, maar dat geldt niet meer voor de kleinere soorten die meestal net zoals bij Mapania een dicht samengetrokken of gereduceerd bloemgestel vertonen. Nochtans schrijft RAYNAL (1968d: 424): "jamais la tête ne devient capitule", d.w.z. dat in Hypolytrum elk aartje individueel waarneembaar blijft, terwijl ze in Mapania vaak onherkenbaar dicht opeengepakt zitten, a.h.w. versmolten zijn. Bedenkingen zijn hierbij wel mogelijk...

#### B. Embryo:

- JUGUET (1970a: 279-282, pl. 5-6) heeft de ontogenie van het H. heteromorphum-embryo bestudeerd. Daaruit volgende interessante besluiten: enerzijds lijkt de soort vrij hoog geëvolueerd door het ontbreken van enige kenmerkend archaische variaties in de vroege delingen, maar anderzijds is de vegetatiepunt in het volgroeide embryo nog niet gedifferentieerd, wat eerder wijst op een lagere ontwikkelingsgraad en waardoor dit embryo lijkt op dat van de Juncaceae.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- BAAS (1969) heeft een kritische en uitvoerige anatomische studie gewijd aan 15 Hypolytrum-soorten (vertegenwoordigd in 22 specimens), waaruit blijkt 1) dat Hypolytrum een goed herkenbaar en natuurlijk genus vormt, 2) dat het goed is af te scheiden van de andere Hypolytreae, en 3) dat vooral Paramapania het meest anatomische kenmerken gemeenschappelijk heeft.



## 4. Bespreking

Zoals de meeste auteurs kan ik me akkoord verklaren met de huidige omschrijving van het genus, nl. het omvat die soorten uit de Hypolytreae, die als absoluut betrouwbaar kenmerk alleen en slechts alleen twee laterale gekielde glumellae (+ meeldraden) bezitten rond het dimeer ovarium; zeer zelden is een derde mediaan vooraan gelegen glumella aanwezig. Verder kunnen veel soorten aan het open bloemgestel worden herkend, en ook zekere anatomische kenmerken laten toe Hypolytrum te onderscheiden van zijn verwanten.

De nauwste verwant is misschien Paramapania, maar algemeen zijn deze relaties niet zo makkelijk te leggen omwille van het geringe aantal duidelijke en goed interpreteerbare kenmerken.

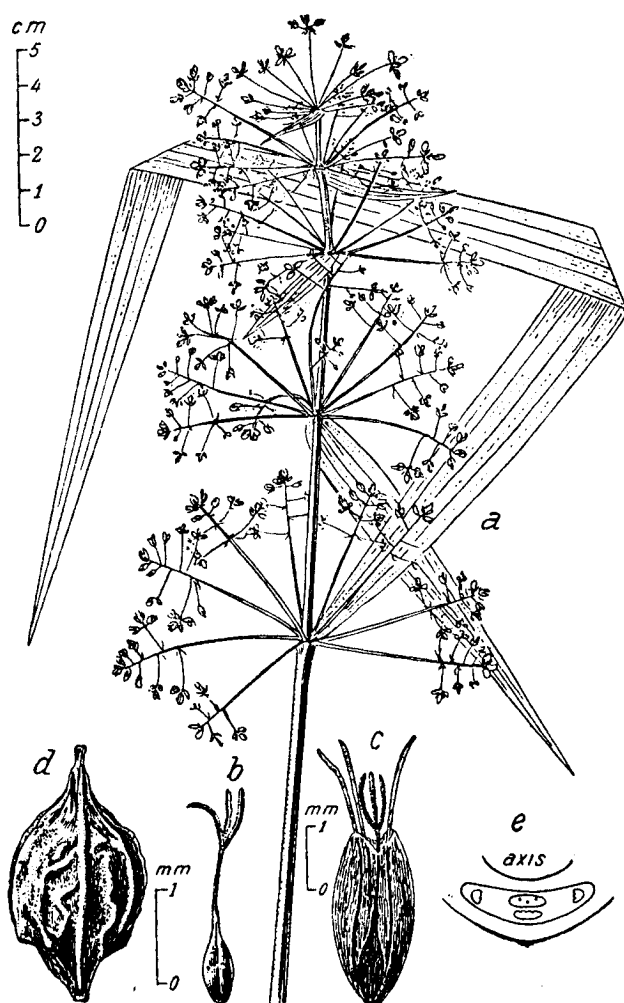


FIG. 8.1.5

*Principina grandis* Uittien -A: bloemgestel met schijnkransstandige, corymbi-  
 forme deelbloemgestellen. -B: jong gynoecium. -C: bloemetje, zijzicht. -D:  
 vruchtje. -E: bloemetje, bovenzicht. (A-E: uit UITTEN 1935b: 283).

## 1.5. Principina Uittien

---

### 1. Taxonomie

Type: P. grandis Uittien

Voor de zoveelste keer gaat het om een monotypisch genus, endemisch op het eiland Principe, in de Golf van Guinea. Door dit beperkt areaal en geringe omvang van het bijeengebrachte herbariummateriaal, is deze soort door slechts weinig auteurs bestudeerd, ook mijzelf ontbrak dit materiaal.

Bij de beschrijving (UITTIEN 1935b) wordt het genus met- een als een verwant van Hypolytrum herkend, door de aanwezigheid van twee (bijna volledig vergroeide) laterale glumellae, die in dit geval weinig of niet zijn gekield. KOYAMA (1969b: 226-227) plaatst deze soort in Mapania als sectio Principina (Uitt.) Koy., vooral omwille van de bloemstructuur die volgens deze auteur minst slecht op die van Mapania lijkt, en waarbij de anatomische en bloeimorfologische verschillen als minder belangrijk worden beschouwd. Nochtans had dezelfde auteur (KOYAMA 1966: 147) geschreven dat de klassifikatie op grond van de glumellae "too mechanical" leek, en daarom dus meer rekening moest worden gehouden met andere kenmerken...

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Principina grandis Uitt.

##### A. Bloemgestel: (UITTIEN 1935b) (FIG. 8.1.5)

- De hoofdas is vertakt volgens een open NVP, met bladachtige bracteeae die geen gesloten bladschede bezitten.
- De zijassen zijn vertakt volgens ofwel een gemengd PVP-NVP (waarbij de PVP takken schijnbaar halfkransstandig rond de hoofdas staan) ofwel eerder met collaterale zijtakken; profyllen zijn overal aanwezig; het eerste internodium is zeer gestrekt, de volgende minder, vandaar de corymbiforme deelbloemgestellen; elk zijasje draagt 1-enkele dicht op een geplaatste aartjes.
- Een aartje is opgebouwd uit een vrij groot aantal spiraalig geplaatste glumae, elk met een 2sl bloemetje.

- Een bloemetje bestaat uit 2 laterale weinig of niet gekielde glumellae (elk met een duidelijke middennerf) die buisvormig (bovenaan 2-toppig) zijn vergroeid rond de 3 meeldraden en het trimeer gynoecium.

Besluit: Hypolytrum-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen gegevens.

D. Bestudeerd materiaal.

### 3. Bespreking

Zoals reeds geargumenteed in het taxonomisch gedeelte behoort dit genus zonder twijfel tot de Hypolytreae, omwille van het bezit van 2 laterale (hier niet gekielde) glumellae, die in dit geval buisvormig rond de meeldraden en het vruchtje zijn vergroeid. Zowel bladmorphologie als vruchtmorphologie wijzen in dezelfde richting.

Binnen de Hypolytreae ligt de nauwste verwantschap zeer waarschijnlijk met Hypolytrum, omwille van het gelijkende bloemgestel, de bloemstructuur en de vruchtmorphologie. Het enige andere Afrikaanse genus Mapania staat veel verder af van Principina, o.a. door het zeer kompakte bloemgestel en de verschillende vruchtmorphologie (met grote wratten). Bij Hypolytrum is trouwens een soort bekend met eveneens schijnkransstandige PVP zijtakken (of eerder collaterale zijtakken?), H. verticillatum Koy. uit Brazilië, maar deze soort heeft alle typische bloemkenmerken van Hypolytrum: 2 laterale glumellae met geciliëerde kiel, 2 laterale meeldraden, dimeer ovarium (KOYAMA 1970: 75-76, pl. 1).

Omwille van het feit dat de meeste Hypolytreae-genera slechts vaag en op niet onbetwistbare gronden van elkaar zijn afgegrensd (BAAS 1969: 14; RAYNAL 1976a: 535) wil ik hier voorstellen om Principina voorlopig te erkennen als genus: in zich verenigt deze ene soort kenmerken van vooral Hypolytrum (bloemgestel, afwezigheid van interne glumellae) en iets van Mapania (drietalligheid van het bloemetje) met eigen kenmerken (buisvormig vergroeide glumellae, zonder laterale kielen). Deze laatste, voor de Hypolytreae eerder ongewone kenmerken moeten zeker worden gecontroleerd, a.h.v. materiaal uit de type-localiteit.

## 1.6. Mapania Aublet

---

### 1. Taxonomie

Type: M. sylvatica Aublet

Zoals de naam van de typesoort -niet zo toevallig- reeds aanwijst, gaat het goeddeels om oerwoudbewonende Cyperaceae, vaak opvallende verschijningen met grote, brede bladeren, en dicht hoofdjesachtig samengetrokken bloemgestellen.

Twee jongere genera, Pandanophyllum Hassk. (lectotype: P. palustre Hassk. ex Steud., lectotypifikatie in MIQUEL 1870: 60) en Cephaloscirpus Kurz (type: C. macrocephalus (Gaud.) Kurz worden nu meestal als subgenera of sectiones van Mapania beschouwd (UITTIEN 1935a: 184-185; KERN 1974: 468-469). Pandanophyllum heeft vrij veel verwarring veroorzaakt, door de verschillende begripsinhoud die eraan werd gegeven (KERN 1974: 468), is zelfs een tijdje als sectio ingesloten in Lepironia (MIQUEL 1870: 60); meer hierover bij de bespreking van de infragenerische taxonomie.

In deze eeuw zijn voor een Afrikaanse Mapania-soort nog twee genera beschreven, Apartea Pellegrin (type: A. letestui Pellegrin, nom. illeg.) en Langevinia Jacques-Félix (type: L. monosperma Jacques-Félix, nom. illeg.), beide oorspronkelijk beschreven als resp. tweede en derde Afrikaans genus van de oppervlakkig gelijkende familie Rapateaceae! Beide namen blijken taxonomische synoniemen van M. amplivaginata K. Schum. (PELLEGRIN 1931 & JACQUES-FELIX 1948, sub M. oblonga C.B. Clarke).

Klassiek wordt dit genus omschreven door de volgende kenmerken: bloemgestel hoofdjesachtig samengetrokken (soms vergezeld van of zelden vervangen door alleenstaande aartjes op stelen aan de voet van de plant), lateraal gekielde glumellae niet vergroeid, meeldraden 2-3, stijltakken 2-3. Door het voortdurend ontdekken van nieuwe soorten, die in steeds meer kenmerken begonnen af te wijken van de typesoort, moest de oorspronkelijke omschrijving van Mapania steeds worden uitgebreid, met additie van nieuwe sectiones. Dit creëren is evenwel op een wat slordige wijze gebeurd, en pas recent met o.a. KERN (1974: 468) is de zaak wat opgeklaard. De nu min of meer algemeen aanvaarde infragenerische taxa worden hier kort besproken (tabel 8.1.1).

Tabel 8.1.1.1 : Een vergelijking van de Mapania-sectiones

<b>Kenmerk</b>	<b>Mapania</b>	<b>Cephaloscirpus</b>	<b>Macrolepironia</b>	<b>Pandanophyllum</b>	<b>Pycnocephala</b>	<b>Tepuianae</b>
<i>Rizoom sympodiaal</i>	+	-	-	-	- (+)	-
<i>Bladlamina</i>	-	+	+	+	+ (-)	+
<i>Bloeistengel(s)</i>	centraal	centraal	lateraal	lateraal	centraal	centraal
<i>Bloemgestel</i>	aartje/hoofdje	hoofdje	aartje/hoofdje	hoofdje/aartje	hoofdje	anthela van hoofdjes
<i>Involucrale bracteae,</i>						
<i>ontwikkeling</i>	++	+	-	-	+	+
<i>Aantal aartjes</i>	1 - enkele	talrijk	1 - enkele	talrijk - 1	talrijk	talrijk
<i>Aartjes, verhouding</i>	≠	=	≠	=	=	=
<i>Aantal glumellae</i>	2 + 1 + 3	2 + 1 + 3	2 + 1 + 3	2 + 1 + 3	2 + 1 + 1 (3)	2 + 1 + 1
<i>Aantal meeltraden</i>	2 + 1	2 + 1	2 + 1	2 + 1	2 (+1)	2
<i>Aantal stijltekken</i>	3	3	3	3	2	2
<i>Areaal</i>						
* Amerika	+	-	-	-	+	+
* Afrika	+	-	-	+	+	-
* Azië	-	+	+	+	-	-

1) sectio Mapania (type: M. sylvatica Aublet).

Rhizoom sympodiaal. Bladeren gereduceerd tot katafyllen. Bloeistengel centraal. Involucrale bracteae groot, bladachtig. Aartjes 1-enkele, terminaal aartje groter dan de ev. laterale. Bloemetje met 2+1+3 glumellae, 3 meeldraden en een trimeer gynoecium. Afrika en Amerika.

2) sectio Cephaloscirpus (Kurz) Benth (type: M. macrocephala (Gaud.) K. Schum.).

Zodevormende plant met bebladerde bloeistengel. Involucrale bracteae groot, bladachtig. Bloemgestel een dicht hoofdje van talrijke gelijke aartjes. Bloemetje met 2+1+3 glumellae, (2?-)3 meeldraden en een trimeer gynoecium. Azië.

3) sectio Macrolepironia (Miq.) Kern (type: M. petiolata Clarke, nom. illeg., = M. cuspidata (Miq.) Uittien).

Stengels monopodiaal, met laterale bloeistengels. Involucrale bracteae afwezig of klein. Bloemgestel meestal gereduceerd tot 1 enkel aartje, soms met enkele basale laterale aartjes. Bloemetjes met 2+1+3 glumellae, 3 meeldraden en een trimeer gynoecium. Azië.

Sectio Pandanoscirpus Uittien werd opgericht nadat UITTIEU (1936f: 278-279) de foutieve interpretatie van de verwarringde naam Pandanophyllum had vastgesteld. De vroegere naam Macrolepironia werd evenwel over het hoofd gezien.

4) sectio Pandanophyllum (Hassk.) Benth (type: M. palustris (Hassk. ex Steud.) F.-Vill.).

Stengels monopodiaal, met laterale bloeistengels. Involucrale bracteae kort. Bloemgestel een hoofdje met talrijke gelijkvormige aartjes. Bloemetje met 2+1+3 glumellae, 3 meeldraden en een trimeer gynoecium. Azië en Afrika.

Hier moet de sectio Halostemma Clarke in de synonymie worden opgenomen. In de verwarring, veroorzaakt door de onduidelijke inhoud van Pandanophyllum Hassk., werd deze naam door CLARKE (1894a: 681-682) verkeerdelijk toegepast op de vorige sectio, en voor de sectio hier werd de naam Halostemma gecreëerd. RAYNAL (1968c: 415) wijst erop dat regelmatig bij diverse soorten uit deze sectio gereduceerde bloemgestellen (tot 1 enkel aartje) worden aangetroffen, wat tot problemen kan leiden bij het afbakenen van soorten.

- 5) sectio Pycnocephala C.B. Clarke (type: M. pycnocephala C.B. Clarke).

Los zodevormende planten met centrale bloeistengel. Involucrale bracteae groot. Bloemgestel een hoofdje van talrijke gelijkvormige aartjes. Bloemetjes met 2+2 glumellae, 2 meeldraden en een dimeer gynoecium. Afrika en Amerika.

KOYAMA (1967b: 50) beschouwt deze sectio als een gespecialiseerde groep (dimerie!), verwant met de meer primitieve Aziatische sectio Cephaloscirpus. Volgens RAYNAL (1976a: 534) hoort M. paradoxa J. Raynal hier thuis, ondanks een aantal afwijkende kenmerken: rhizoom sympodiaal, stengelbladeren gereduceerd tot hun schede, bloemetjes met 2+1+3 glumellae en 3 meeldraden. Omwille van het dimeer ovarium en de vruchtbouw wordt besloten om deze inderdaad paradoxale soort in de sectio Pycnocephala onder te brengen.

- 6) sectio Tepuianae Koyama (type: M. tepuiana (Steyermark) Koyama).

Zodevormende planten met bebladerde bloeistengel. Involucrale bracteae groot, bladachtig. Bloemgestel min of meer anthe-loïd, met op de uiteinden van de takken hoofdjesachtige aggregaten van aartjes. Bloemetjes met 2+2 glumellae, 2 meeldraden en een dimeer gynoecium. Amerika.

KOYAMA (1967b: 50) ziet deze groep als een gespecialiseerde tak van zijn sectio Thoracostachyum (Kurz) Koyama, die hier als een afzonderlijk genus is behandeld. Ondanks hun anthe-loïde bloemgestel worden deze soorten in Mapania ondergebracht, omdat hun bladeren een volgens KOYAMA (l.c.) typisch mapanioid trekje vertonen, nl. de aanwezigheid van 3 costae aan de abaxiale zijde.

Er blijkt dus dat duidelijke grenzen die bij een oppervlakkige beschouwing aanwezig lijken, door het opduiken van 'paradoxale' soorten eerder vaag worden; verder spreken de verschillende kenmerken elkaar ten dele tegen bij de verdeling van de soorten over de sectiones.



## 2. Algemene gegevens

A. Bloemgestel: (CLARKE 1909: t. 108-115; KERN 1974: 466-484, fig. 10-16) (FIG. 8.1.6)(\*A)

- De hoofdas draagt soms een alleenstaand aartje, in andere gevallen enkele tot vele aartjes samen in een dicht NVP (waarbij de profyllen vaak slecht ontwikkeld zijn of ontbreken) tot een hoofdjesachtig samengetrokken geheel van volgens een dicht NVP vertakte zijassen. Van enige Zuidamerikaanse soorten (met twijfelachtige affiniteiten hier) zijn antheloïde bloemgestellen met hoofdjesachtige deelbloemgestellen bekend.
- Een aartje bestaat uit een (groot) aantal spiralig geplaatste glumellae, waarvan de meeste een 2sl bloemetje axilleren.
- Een 2sl bloemetje bezit 2 laterale gekielde glumellae met elk een meeldraad, dan een voorste glumella met meeldraad (in bepaalde groepen ontbrekend), en dan nog 3 (1 mediaan achteraan en 2 schuin vooraan) of 2 lege laterale glumellae die het tri- of dimere gynoeceum omhullen.

Besluit: Hypolytrum-type.

B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 59-61, fig. 47-50, 56-57; GOETGHEBEUR 1981a: fig. 33) (FIG. 8.1.6)

- De omtrek is ongeveer cirkelvormig tot meer romboïdaal, vaak lichtjes asymmetrisch.
- Sagittaal: - b1 en ks zijn niet ontwikkeld, slechts een (schuin) laterale groeve is merkbaar;
  - wk is matig ontwikkeld, half ingezonken, basaal gericht.

Besluit: Carex-type, zeer weinig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 152-153).
- KOYAMA (1966: 142-144, fig. 20-22, 28-32, 33-35).
- METCALFE (1971: 369-373, fig. 51 p.p.).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

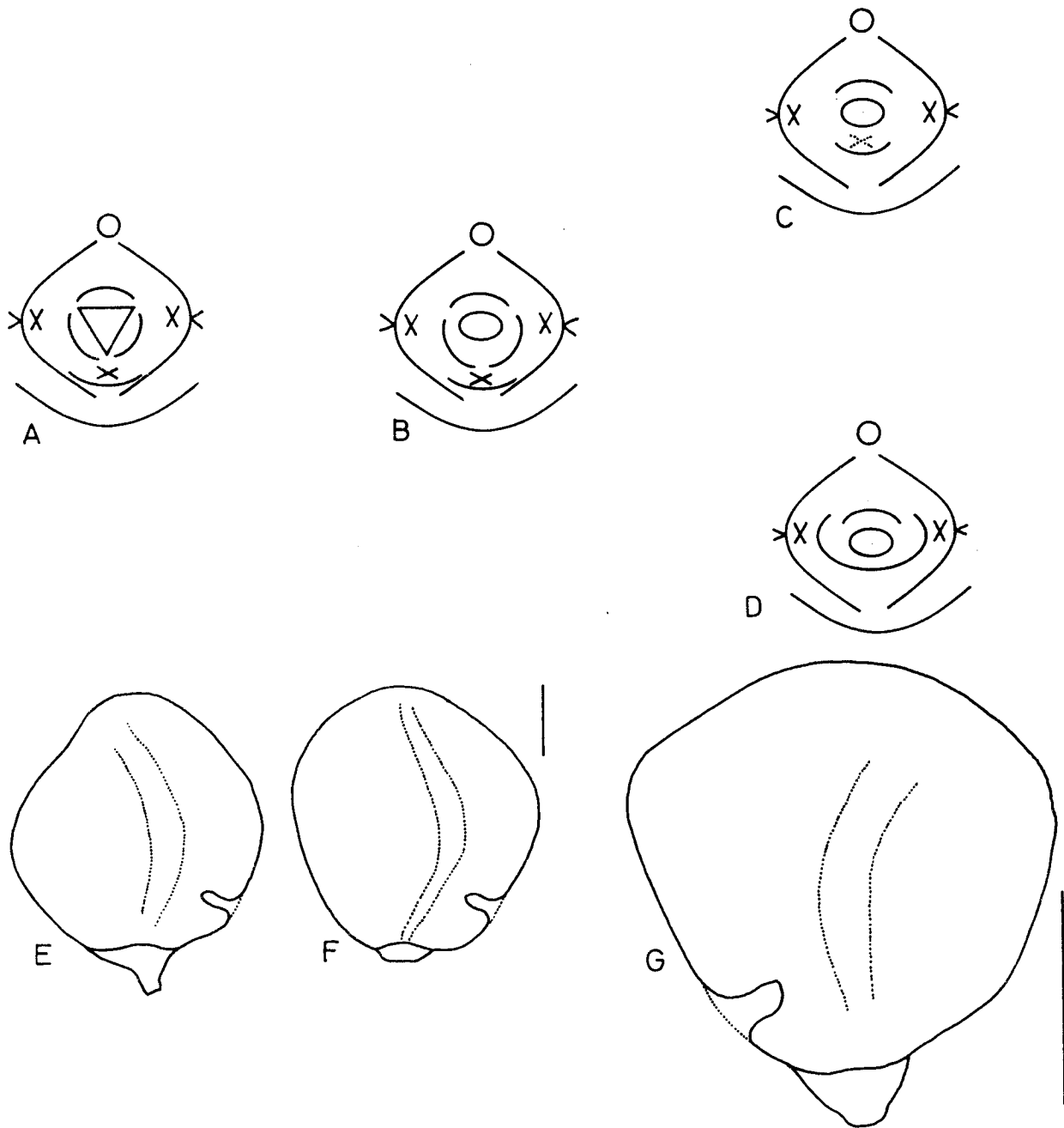


FIG. 8.1.6

*Mapania sylvatica* Aubl. -A: bloemdiagram. (A: naar CLARKE 1909: t. 111).

*M. paradoxa* J. Raynal -B: bloemdiagram. (B: naar RAYNAL 1976a: pl. 1).

*M. tepuiana* (Steiermark) Koy. -C: bloemdiagram. (C: naar KOYAMA 1967b: fig. 12E).

*M. pycnocephala* Benth. -D: bloemdiagram. (D: naar CLARKE 1909: t. 113).

*M. kurzii* C.B. Clarke -E: embryo, sagittaal. (E: naar VAN DER LINDEN 1971: fig. 47).

*M. macrocephala* (Gaud.) K. Schum. -F: embryo, sagittaal. (F: o.c.: fig. 50).

*M. macrophylla* (Böck.) Pfeiffer -G: embryo, sagittaal. (G: o.c.: fig. 56).

## D. Bestudeerd materiaal:

- M. baldwinii Nelmes: J.J. Bos 2917, Ivoorkust (WAG)  
A. Chevalier 17498, ibid. (K)
- M. coriandrum Nelmes: R. Mangelot 2 bis, Ivoorkust (K)
- M. enodis (Miq.) C.B. Clarke:  
Korthals s.n., Borneo (L)
- M. graminea Uitt.: W. Meijer 1961, Borneo (L)
- M. macrocephala (Gaud.) K. Schum.:  
Eyma 3197, Molukken (L)
- M. macrophylla (Böck.) Pfeiff.:  
N.Y. Sandwith 77, Br. Guyana (K)
- M. moseleyi C.B. Clarke:  
J. Brass 12804, Nieuw-Guinea (L)
- M. oblonga C.B. Clarke:  
Onochie FHI 31182, Kameroen (K)
- M. scaberrima (Böck.) C.B. Clarke:  
Mildbraed 5114, Kameroen (BR)

## 3. Bespreking

Geen problemen worden gesteld voor de toewijzing naar de tribus Hypolytraeae, door de aanwezigheid van twee laterale, gekielde glumellae rond het bloemetje, verder ook de grote brede bladeren (ev. involucrale bracteae) met talrijke en zeer duidelijke dwarsnerfjes, het zeer zwak gedifferentieerde embryo.

De moeilijkheden komen er pas bij de afgrenzing van dit genus t.o.v. de andere Hypolytraeae. Net als bij die andere genera zijn de grenzen tot nu toe vastgelegd vooral a.h.v. bloeimorfologische kenmerken, i.c. hoofdjesachtig samengetrokken (deel)bloemgestellen, bloemetjes met 2+1+3 glumellae / 3 meeldraden / trimeer gynoecium, of 2+2 glumellae / 2 meeldraden / dimeer gynoecium, in de resp. trimere en dimere vormen (maar tussenvormen zijn beschreven!). Zolang men zich aan deze eerder technische kenmerken houdt, kan Mapania inderdaad worden afgegrensd van zijn verwanten. Het blijkt nu echter dat in deze tribus bepaalde anatomische kenmerken niet hetzelfde generisch patroon leveren als de klassiek gebruikte bloeimorfologische (cf. Thoracostachyum-bespreking). Een monografische behandeling dringt zich dus op, en hierbij zal men moeten proberen nieuwe kenmerken te ontdekken, die los staan van de gebruikelijke. Wat in aanmerking kan komen, is moeilijk voorspelbaar, maar o.a. gedetailleerde studie van de vruchtwandmorfologie en -anatomie lijkt wel aangewezen.

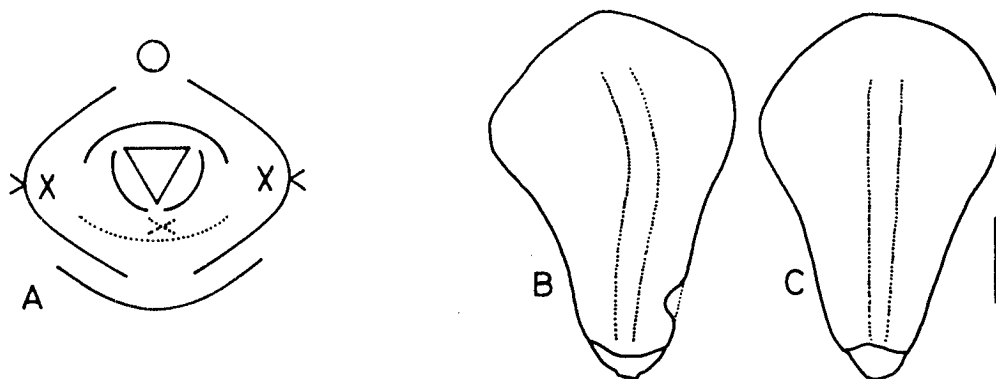


FIG. 8.1.7

Paramapania -A: bloemdiagram, algemeen. (A: naar UITTEN 1936b: 143).

P. radians (C.B. Clarke) Uittien -B: embryo, sagittaal. -C: embryo, frontaal.  
(B-C: naar VAN DER LINDEN 1971: fig. 59).

## 1.7. Paramapania Uittien

---

### 1. Taxonomie

Type: P. radians (C.B. Clarke) Uittien

Tijdens zijn revisorisch werk in de Maleisische Hypolytraeae kwam UITTEN (1935a: 184) tot de voor de hand liggende konklusie, dat de toenmalige criteria voor Mapania, Hypolytrum en Thoracostachyum niet de natuurlijke verwantschappen weerspiegelden, vandaar de talrijke verhuizingen tussen de genera die konden worden vastgesteld. Daarom werden deze genera van een gekorrigeerde beschrijving voorzien en in een nieuwe sleutel opgenomen, samen met een nieuw genus Paramapania, waarvan de soorten duidelijk een keten van verwanten vormden, maar als geheel toch niet zo eenvoudig van Mapania waren te onderscheiden. Een van de beste criteria bleek de aanwezigheid van stijve, bruine tanden op de kiel van de twee laterale glumellae in de bloemetjes: een mooie synapomorfie! Van Thoracostachyum is Paramapania verschillend door de bladloze bloeistengel en de kleine bracteae van de bloemgesteltakken.

Door KOYAMA (1961: 68) wordt, nogal voor de hand liggend, Paramapania niet als genus erkend, maar ingesloten in Mapania, alhoewel "this condition (abortie van de dorsale meeldraad, P.G.) suggests its phylogenetical affinity with Hypolytrum".

### 2. Algemene gegevens

A. Bloemgestel: (UITTEN 1935a: 186 & 1936b: 141-145; KERN 1974: 485-486) (FIG. 8.1.7)

- De hoofdas is vertakt volgens een min of meer verdicht NVP; de kleine bracteae zijn open, profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld (voor zover controleerbaar). Bij P. gracillima (Kük. et Merr.) Uittien is het bloemgestel gereduceerd tot 1 enkel aartje.
- De zijassen, indien aanwezig, zijn al of niet vertakt; indien vertakt, dan herhalen ze het patroon van de hoofdas, hun eerste internodium is al of niet gestrekt.

- Een aartje bestaat uit een aantal spiralig geplaatste glumae, waarvan de meeste een 2sl bloemetje axilleren.
- Een 2sl bloemetje is opgebouwd uit 2 laterale gekielde en sterk getande glumellae, elk met een meeldraad, en een derde, kleinere glumella vooraan, zelden met een derde (kleine) meeldraad, verder drie lege glumellae (een brede mediaan achteraan en twee smallere schuin lateraal) die een 3-meer gynoecium omhullen (zelden een 4-meer, bij P. gracillima).

Besluit: Hypolytrum-type.

B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 63-64, fig. 59; GOETGHEBEUR 1981a: fig. 34) (FIG. 8.1.7)

- De omtrek is zowat obtrullaat, met licht ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 en ks zijn niet ontwikkeld, slechts een laterale gleuf is merkbaar;  
- wk is matig ontwikkeld, basaal.

Besluit: Carex-type, zeer zwak gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- BAAS (1969: 10-14).
- METCALFE (1971: 403-405).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- P. parvibracteata (C.B. Clarke) Uittien:  
Buwalda 5630, Molukken (K)  
W. Meijer 7027, Sumatra (L)
- P. radians (C.B. Clarke) Uittien:  
Ramos BS 23642, Filippijnen (L)  
Richards 1475, Borneo (K)

### 3. Bespreking

Opnieuw gaat het om een zeer typische vertegenwoordiger van de Hypolytreae, door de onmiskenbare gekielde laterale glumellae van het bloemetje.

Precies deze glumellae met hun stijve bruine tanden op de kiel maken dat Paramapania als genus eenvoudig te herkennen valt. Het lijkt een weinig zeggend kenmerk, maar doordat het exclusief in deze groep van met elkaar verwante soorten voorkomt, is het belang niet te onderschatten. Andere kenmerken zijn eveneens bruikbaar, maar zijn ofwel min of meer variabel, ofwel komen ze ook buiten Paramapania voor, d.w.z. in se niet volledig betrouwbaar als generisch differentiërend kenmerk; gekombineerd daarentegen maken ze van Paramapania een uitstekende en natuurlijk genus. Interessant is ook het feit dat anatomie (BAAS l.c.) en embryografie (VAN DER LINDEN l.c.) mede dit onderscheid steunen, net als de afmetingen van de aartjes, bloemetjes en vruchtjes die veel kleiner zijn dan gewoonlijk bij Mapania, het genus dat meestal als dichtste verwant wordt beschouwd.

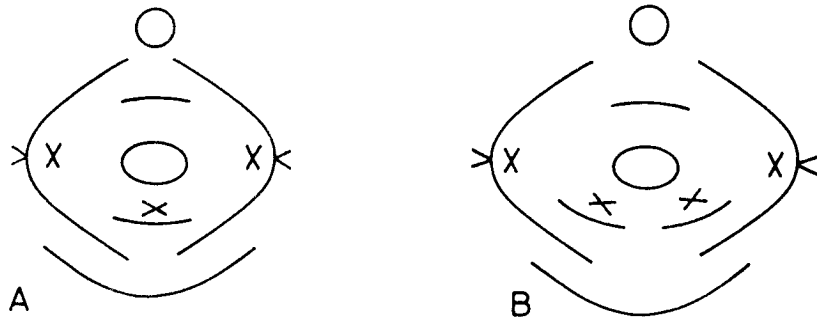


FIG. 8.1.8

Mapaniopsis effusa C.B. Clarke -A,B: bloemdiagrammen. (A-B: naar CLARKE 1909: t. 117).



## 1.8. Mapaniopsis C.B. Clarke

---

### 1. Taxonomie

Type: M. effusa C.B. Clarke

Dit oorspronkelijk monotypisch genus is door CLARKE (1908a : 55) beschreven voor een plant die het bloemetje van Mapania combineerde met een open, speervormig bloemgestel.

Het bleef een zeldzame soort, met een beperkt areaal, in het Zuidamerikaanse 'Guayana'. Slechts onlangs is daar een tweede, nauw verwante soort aangetroffen, M. micrococca (KOYAMA 1969c: 130-131), ook maar bekend van een enkele collectie. Dit betekent dat men de variabiliteit van de soort (en ook van het genus) moeilijk kan inschatten, en dus blijven de generische grenzen eveneens voorlopig onzeker.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Mapaniopsis effusa C.B. Clarke

A. Bloemgestel: (CLARKE 1909: t. 117; KOYAMA 1967b: 48)  
(FIG. 8.1.8)

- De hoofdas vertakt volgens een min of meer dicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, de profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld.
- De zijassen herhalen het patroon van de hoofdas, hun eerste internodium is gestrekt. De zijassen van hoogste orde dragen aan de top 1-enkele digitale aartjes.
- Een aartje is opgebouwd uit een aantal spiralig geplaatste glumae, waarvan de meeste een 2sl bloemetje axilleren.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2 laterale, gekielde glumellae, elk met een meeldraad, verder twee of drie kleinere glumellae (een mediaan achteraan, en een mediaan vooraan of twee schuin vooraan, met meeldraad) die het dimere gynoecium omhullen.

Besluit: Hypolytrum-type.

B. Embryo: nog niet bestudeerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- KOYAMA (1966: 144-145, 151, fig. 13, 14, 17).
- BAAS (1969: 10-14).
- METCALFE (1971: 373-374, fig. 51 p.p.).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Spruce 2017, Brazilië (holo-K, iso-BR)

### 3. Bespreking

Binnen de tribus Hypolytreae, waartoe dit genus zeker behoort, kan Mapaniopsis door het zeer duidelijk speervormig bloemgestel makkelijk worden onderscheiden. In de bloemstructuur verschilt het even weinig of even veel als de andere genera onder elkaar...

KOYAMA (1966: 151) kon uit zijn vergelijkend anatomische studie besluiten dat o.a. Mapaniopsis goed te herkennen is uit de andere genera, en dus anatomisch gezien de rang van genus waard is.

Gekombineerd kunnen deze argumenten inderdaad zorgen voor een erkenning als genus. We mogen ook niet vergeten dat door een eventuele niet-erkenning, d.w.z. insluiting in een ander genus, dit laatste dan duidelijk inhomogeen zou worden gemaakt, vermits Mapaniopsis nergens eenvoudig kan in worden opgenomen, zonder dat een generische omschrijving vrij essentieel moet worden aangepast.

## 1.9. Diplasia L.C. Rich.

---

### 1. Taxonomie

Type: D. karataefolia L.C. Rich.

Bij dit oorspronkelijk monotypisch genus werden later twee soorten bijgevoegd, D. pycnostachya Benth. en D. tonkinensis E. Camus, maar deze blijken resp. in Mapania en Thoracostachyum thuis te horen (PFEIFFER 1940a: 12; KOYAMA 1967b: 47).

Geen pogingen zijn ondernomen om dit endeem uit noordelijk Zuid-Amerika (PFEIFFER 1940a: t. 295) met enig ander genus uit de Hypolytreae te verenigen, wat te danken zal zijn aan het opvallende speervormige bloemgestel met zeer grote, geïndividueerde aartjes, opgebouwd uit een groot aantal leerachtige glumae, en verder zijn de bloemetjes ook wat ongewoon door hun talrijke meeldraden en dimeer, dorsiventraal afgeplat gynoecium.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Diplasia karataefolia L.C. Richard

A. Bloemgestel: (CLARKE 1909: t. 116; PFEIFFER 1940a)  
(FIG. 8.1.9)(\*A)

- De hoofdas is vertakt volgens een verdicht NVP; de grote bracteae zijn open of hebben een zeer korte gesloten bladschede; profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld.
- De zijassen herhalen het vertakkingspatroon van de hoofdas, maar hun eerste internodium is zeer gestrekt, zodat een anthela wordt gevormd.
- Een aartje is opgebouwd uit een groot aantal spiralig geplaatste glumae, de meeste met een 2sl bloemetje.

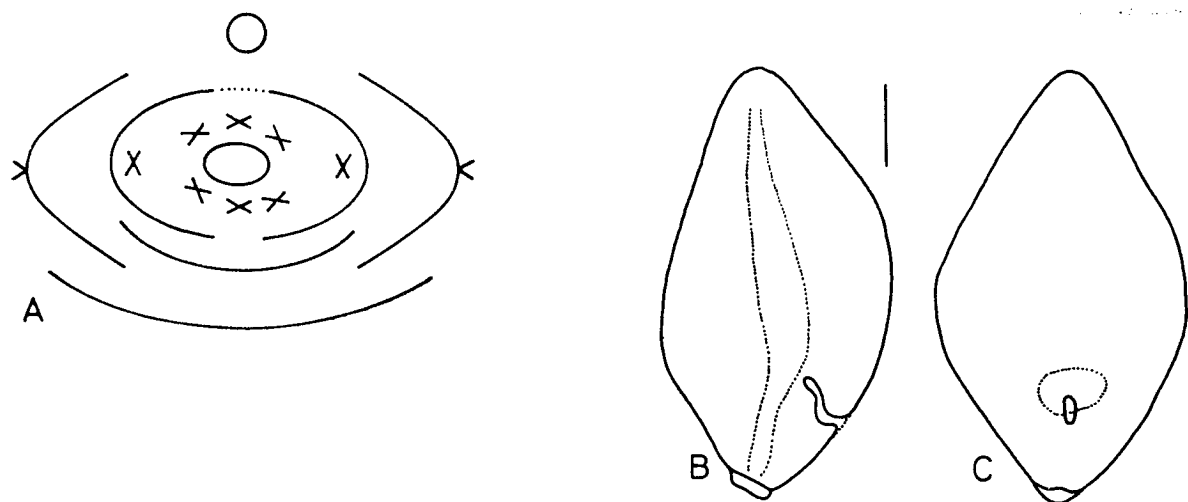


FIG. 8.1.9

Diplasia karataefolia L.C. Rich. -A: bloemdiagram. -B: embryo, sagittaal. -C: id., frontaal. (A: naar CLARKE 1909: t. 116; B-C: naar VAN DER LINDEN 1971: fig. 46).

- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2 laterale gekielde glumellae zonder meeldraad (!), verder 2 mediane glumellae (de achterste omhult de voorste), daar binnenin een 8-tal meeldraden (met centripetale ontwikkeling) die een dimeer gynoecium omgeven.

Besluit: Hypolytrum-type.

B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 55-56, fig. 46; GOETGHEBEUR 1981a: fig. 32) (FIG. 8.1.9)

- De omtrek is (smal) ellipsvormig, iets asymmetrisch.
- Sagittaal: - b1 is zwak ontwikkeld, lateraal;  
- wk is zwak ontwikkeld, basaal.
- Frontaal: - ks is smal ellipsvormig, lateraal voor b1, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, weinig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 149-150).
- KOYAMA (1966: 138, fig. 39-41).
- BAAS (1969: 10-14).
- METCALFE (1971: 232-234, fig. 32L).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- J. Elburg LBB 9412, Suriname (WAG)
- D.B. Fanshawe 5263, Br. Guyana (K)
- N.Y. Sandwith 1063, ibid. (K)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- De grotere zijtakken van deze bloemgestellen bezitten aan de basis een adaxiaal profyl met een verdikt basisdeel, dat sterk opgezwollen is tijdens de bloei en zo deze zijtakken wegdrukt van de hoofdas.
- PFEIFFER (1925e: 452-453) beschreef de aartjes (Partial-Aehrchen) van Diplasia met een terminaal bloemetje (Aehrchen), d.w.z. zonder de 2 laterale gekielde glumellae die bij de laterale bloemetjes voorkomen. Aangezien deze situatie binnen de Mapanioideae een ongewoon kenmerk voorstelt (slechts gekend bij Scirpodendron en Chrysitrix), heb ik dit zeker willen controleren, maar een bevestiging bleek niet mogelijk: terminale bloemetjes bij Diplasia ontbreken.
- De 2 laterale gekielde glumellae zouden bij reductie van het bloemetje volgens PFEIFFER (1925e: 453) altijd hun meeldraad (of ev. hogere structuren) behouden, maar zijn eigenlijk diagram (o.c. fig. 2) toont deze twee glumellae leeg! CLARKE (1909: t. 106, fig. 3,6) is eveneens onduidelijk, want in het zijzicht worden twee meeldraden gedragen door de laterale glumellae getekend, maar niet zo in het diagram waar alle 8 meeldraden door de binnenste twee glumellae worden omhuld. KOYAMA (1967b: 47) gaat verder en beweert zelfs dat de 2 laterale glumellae elk 3(2) meeldraden axilleren en dat de hogere twee elk maar 1 dragen of leeg zijn. EITEN (1976a: 89) en ikzelf hebben hier altijd lege laterale glumellae vastgesteld, en 6-8 meeldraden omhuld door de twee hogere glumellae.
- BENTHAM (1877a: 512-513) vermeldt min of meer buisvormig vergroeide glumellae, althans in jonge toestand; wellicht gaat het daar echter om bloemetjes van wat als "D. pycnostachya" was beschreven; zoals reeds vermeld, gaat het dan om een Mapania-soort, waarbij eventuele vergroeiingen niet onmogelijk zijn.

## B. Embryo: —

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 234) geeft een interessante opsomming van anatomische kenmerken waardoor Diplasia duidelijk in de Hypolytreae moet worden gesitueerd, zoals 1) afwezigheid van de typische siliciumlichaampjes, 2) sterk gesilicifieerde golvingen van de anticlinale wanden van de epidermiscellen, 3) duidelijke dwarsnerven in het blad, 4) epidermiscellen boven en tussen de nerven zijn min of meer isodiametrisch, met golvende anticlinale wanden, 5) de fibreuse adaxiale bladhypodermis.

## 4. Bespreking

De plaats van Diplasia is zonder enige twijfel in de Hypolytreae te zoeken, omwille van het voorkomen van het bijzonder type bloemetje met 2 laterale gekielde glumellae.

Binnen de tribus lijkt dit Zuidamerikaans endem me goed gekenmerkt door de combinatie van 1) een open speervormig bloemgestel met 2) grote slanke aartjes en 3) bloemetjes waarvan de 2 laterale glumellae leeg zijn en 4) de binnenste 2 glumellae 6-8 zich centripetaal ontwikkelende meeldraden en een dimeer gynoecium omhullen. De merkwaardige waarnemingen van PFEIFFER (l.c.) lijken me te wijten aan een menging van materiaal (zoals bij Syntrinema, zie Rhynchospora-taxonomie, genus 11.1).

Dichte verwanten zijn niet eenvoudig aan te duiden, maar misschien komt Hypolytrum in aanmerking: dit genus is aanwezig in Zuid-Amerika, heeft een open bloemgestel (vaak!) en een dimeer gynoecium, maar is wel als verder geëvolueerd te beschouwen (sterk gereduceerd bloemetje).

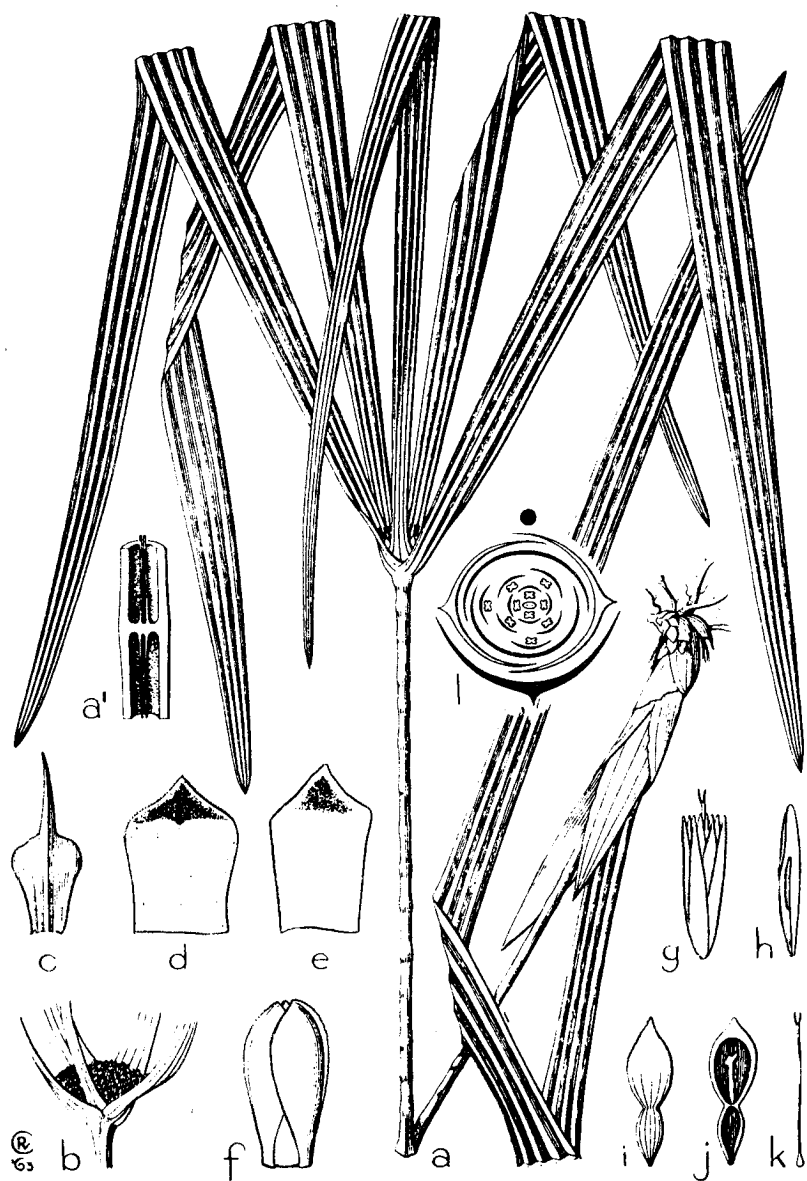


FIG. 8.1.10

*Capitularina involucrata* (Valck. Sur.) Kern —A: habitus. —B: bloemgestel. —C: gluma. —D: laterale glumella. —E: gewone glumella. —F: bloemetje mét de twee laterale glumellae. —G: id., zonder. —H: glumella + meeldraad. —I: vrucht, zijzicht. —J: vrucht, overlangse doorsnede. —K: jong vruchtbeginsel. —L: bloemdiagram. (A-L: uit KERN 1974: fig. 4).




### 1.10. Capitularina Kern

---

#### 1. Taxonomie

Type: C. involucrata (Valck. Sur.) Kern

Vrij recent heeft KERN (1974: 458) dit genus een nieuwe naam moeten geven, vermits Capitularia Valck. Sur. een jonger homonym van enkele oudere namen uit de Fungi bleek te zijn.

Het gaat hier om een wellicht monotypisch genus (met een beperkt areaal, op Nieuw-Guinea en de Salomonseilanden), dat eenvoudig van de andere Mapanioideae te herkennen valt door enkele opvallende habituele kenmerken: de stengel is hol, gesep-teerd en vier- of vijfkantig, de (eventueel ontwikkelde) blade-ren zijn -vormig gevouwd en vertonen dus onderaan 3 en bo-venaant 4 uitstekende nerven, het terminaal geplaatste bloemge-stel is omgeven door een schijnkrans van 5-7 grote, bladachtig ontwikkelde bracteae.

Veel geschiedenis is door dit genus niet gemaakt, alleen is er de -weinig geargumenteerde en mislukte- poging van RIDLEY (1916: 244-245) om het met Chorizandra R.Br. te verenigen, maar reeds UITTEN (1936h: 290-291) heeft overtuigend aangetoond dat deze twee genera met recht uiteen te houden zijn.

Over de affiniteiten van dit genus met de andere Mapanioi-deae is niet zoveel bekend, ook omdat in de herbaria slechts weinig materiaal van Capitularina beschikbaar is voor gedetail-leerd onderzoek. Volgens PFEIFFER (1925e: 453) neemt het een tussenpositie in tussen Scirpodendron en Diplasia. UITTEN (1936h: 289-291) spreekt zich niet duidelijk uit, maar heeft het over de structurele gelijkenis van deze aartjes met die van Chorizandra. KERN (1974: 458-460) bespreekt dit genus net voor Lepironia. BAAS (1969: 10, fig. 1) ziet -anatomisch- geen nauwe affiniteiten met de andere genera, en plaatst Capitularina ver weg van zowel Mapania als Chrysitrix.

## 2. Gegevens per soort

1) Capitularina involucrata (Valck. Sur.) Kern

A. Bloemgestel: (VALCKENIER SURINGAR 1912: 711, pl. 118; RIDLEY 1916: 244-245; UITTIEN 1936h: 289-291; KERN 1974: 458-460, fig. 4)(FIG. 8.1.10)(\*A)

- Het hoofdjesachtig samengetrokken bloemgestel heb ik niet gedetailleerd bestudeerd, wegens onvoldoende materiaal en de slechte (overrijpe?) toestand ervan.
- Wellicht gaat het om een volgens een dicht NVP vertakte hoofdas, met ev. zijassen die het patroon van de hoofdas herhalen. De aanwezigheid van bracteae kon niet worden nagegaan, maar gezien het voorkomen van een schijnkrans van grote bracteae rond het hoofdje, zullen die binnen het hoofdje hoogstwaarschijnlijk ook aanwezig zijn. Evenmin kon de aanwezigheid van een terminaal aartje met zekerheid worden vastgesteld, maar door het beschreven voorkomen van tot 1 enkel aartje gereduceerde hoofdjes, is dit wel waarschijnlijk.
- Een aartje is opgebouwd uit een groot aantal spiralig geplaatste glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2 lege laterale gevleugeld-gekielde glumellae, die twee brede mediaan geplaatste eveneens lege glumellae omgeven; daarbinnen liggen min of meer spiralig een aantal (meer dan 7) kleinere en smallere glumellae die elk een meeldraad axilleren; centraal bevindt zich een dimeer gynoecium met een lange stijl en 2 heel korte stijltakken; het vruchtje is hol gesteeld en heeft een insnoering boven deze steel, de stijlbasis is niet artikulerend met de rest.

Besluit: Hypolytrum-type.

B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie:

- BAAS (1969: 10-14, fig. 1).
- METCALFE (1971: 104-106, fig. 16).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- K. Gjellerup 754, Nieuw-Guinea (L)

### 3. Bespreking

Bij de schaarse auteurs die een bespreking aan dit genus hebben gewijd, komt telkens het zeer ongewone en opvallende karakter ervan tot uiting, zowel morfologisch (UITTIEN 1936h: 291) als anatomisch (BAAS l.c.; METCALFE l.c.).

De plaatsing in de Mapanioideae staat boven elke twijfel o.a. door het voorkomen van 2 laterale gekielde glumellae rond de 2sl bloemetjes, en ook de verdiende status als afzonderlijk genus kan niet worden ontkend, door de gekombineerde aanwezigheid van een aantal (voor Cyperaceae) ongewone kenmerken (zie Taxonomie).

Enkele eigenschappen wijzen min of meer naar een affiniteit met de Chrysitricheae: de gesepteerde stengel (zoals in Lepironia en de meeste Chorizandra-soorten), de vegetatieve anatomie (METCALFE 1971: 54, 159, 345), maar bij gebrek aan de in dit opzicht interessante embryografische gegevens, kan een meer definitieve uitspraak hier niet worden gegeven. Ernstige twijfel wordt verder nog gevormd door de occasionele aanwezigheid van 1-enkele goed ontwikkelde basale bladeren en ook de bladachtige involucrale bracteae, waardoor we dit genus best in de Hypolytreae onderbrengen.

Tabel 8.2.1 : Een vergelijking van de Chrysitricheae-genera

Kenmerk	<u>Chorizandra</u>	<u>Lepironia</u>	<u>Hellmuthia</u>	<u>Chrysitrix</u>
<i>Bloemgestel, positie</i>	pseudolateraal	pseudolateraal	terminaal	pseudolateraal
<i>Bloemgestel, aard</i>	aartje	aartje	hoofdje	(aartje)
<i>Involucrale bracteae</i>	1	1	enkele	1
<i>Aantal aartjes</i>	1	1	enkele	(1)
<i>Rachilla, vorm</i>	zeer kort, sterk verbreed	zeer smal konisch	smal konisch	(breed konisch)
<i>Aantal bloemeitjes</i>	talrijk	talrijk	talrijk	1 (2)
<i>Aantal glumellae</i>	2 + ca. 7	2 + ca. 18	2 (0)	2 + zeer veel
<i>Aantal meeldraden</i>	2 + ca. 6	2 (0) + ca. 8	2 + 1	meer dan 100
<i>Aantal stijltakken</i>	3 (2 ?)	2	3	6 (3 x 2)
<i>Areal</i>				
* Afrika	-	-	+	+
* Madagascar	-	+	-	-
* Azië	-	+	-	-
* Australië	+	+	-	-

## 2. Chrysitricheae Lestib. ex Fenzl

---

### 1. Overzicht der genera

1. Chorizandra R.Br.: (4) Austr., Nieuw-Caled.
2. Lepironia L.C. Rich.: (1) Madag., Sri Lanka, SE. Az.,  
Austr., Polyn.
3. Hellmuthia Steud.: (1) Kaapland, kust.
4. Chrysitrix L.: (5) Kaapland, SW. Austr.

### 2. Sleutel tot de genera (tabel 8.2.1)

- 1A. Bloemgestel met 1 sterk gereduceerd, pseudolateraal aartje, met meestal slechts 1, terminaal bloemetje ontwikkeld; meeldraden zeer talrijk (meer dan 200) ..... Chrysitrix
- B. Bloemgestel met 1 of meer meerbloemige aartjes; 3-15 meeldraden per bloemetje ..... 2
- 2A. Bloemgestel terminaal, met enkele aartjes ; meeldraden 3 ..... Hellmuthia
- B. Bloemgestel pseudolateraal, met 1 aartje; meeldraden 8-15 ..... 3
- 3A. Aartje spits, spoelvormig met slanke rachilla ..... Lepironia
- B. Aartje stomp, lateraal verbreed met een zeer kort konische, zeer brede rachilla ..... Chorizandra

## 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

Binnen de onderfamilie Mapanioideae, waartoe deze genera onbetwistbaar behoren, (laterale gekielde glumellae!) is deze groep hier op tribusniveau gebracht, in navolging van enkele oudere auteurs, waarbij echter vaak onduidelijke argumenten golden en de heterogene inhoud soms evident is (o.a. PAX 1886: 308-309 & 1888: 105, 118; PFEIFFER 1925e: 467).

De sterke reductie van de bladlamina is hier zeer opvallend, naast nog andere gespecialiseerde trekjes, zoals reductie van het aantal aartjes tot 1 (niet in Hellmuthia), pseudolateraliteit van het bloemgestel (niet in Hellmuthia), rolronde, stengelachtige bractea van het bloemgestel (niet in Hellmuthia), meer gedifferentieerd embryo (niet gekend bij Chrysitrix). Hieruit blijkt dan weer duidelijk de geïsoleerde positie van Hellmuthia, die eigenlijk kenmerken bezit van beide mapanioïde tribus. Door zijn afwijkende ecologie (kustduinen), zijn areaal (Z-Afrika), zijn toch gereduceerd bloemgestel, de niet ontwikkelde bladlamina lijkt deze ene soort toch beter hier te passen dan in de Hypolytreae s.s. Belangrijke anatomische en embryografische gegevens ontbreken evenwel nog.

Het groepje lijkt anatomisch zeer goed te onderscheiden van de andere Mapanioideae, zoals aangegeven door BAAS (1969: 10) en METCALFE (1969: 787), waar deze genera -zonder Hellmuthia- anatomisch worden gesitueerd tussen de Hypolytreae en de 'Rhynchosporae' in; voor Chorizandra worden affiniteiten met Capitularina gesignaleerd. Het genus Hellmuthia was ten tijde van deze anatomische studies nog niet gerehabiliteerd, waardoor deze potentieel interessante gegevens nog niet beschikbaar zijn.

Van deze vier genera staan er dus twee eerder geïsoleerd, nl. Hellmuthia (overgangsvorm tussen beide tribus?), en Chrysitrix, een zeer hooggespecialiseerd genus met vaak slechts één maar een zeer goed gedifferentieerd terminaal bloemetje per stengel, zelden met een lateraal bloemetje erbij, of met een rachilla die aan de top in 3 gelijkwaardige takken gesplitst is, waarop telkens nog enige meeldraden plus glumella en een terminaal gynoecium...

Chorizandra en Lepironia staan duidelijk dicht bij elkaar, door hun algemene structuur; beide vertonen elk een gespecialiseerd trekje, resp. een sterk verkorte maar verbrede rachilla, en een sterk dorsiventraal afgeplat dimeer gynoecium.

## 2.1. Chorizandra R.Br.

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: Chorizandra sphaerocephala R.Br. (KOYAMA 1961: 69)

Dit genus is opgericht door BROWN (1810: 221), met de opmerking dat het zeer dicht stond bij Chondrachne (= Lepironia) en Chrysitrix, maar ervan verschilde door het bloemgestel (meer open) en de habitus (hoe??). Het zijn bijzonder zwakke verschillen en het is dan ook niet verwonderlijk dat diverse auteurs Chorizandra in Lepironia opnemen of tenminste hun twijfel uiten over de zelfstandigheid als genus (cf. taxonomie Lepironia!). In de andere gevallen is steeds weer opnieuw de nauwe verwantschap met Lepironia en Chorizandra beklemtoond (overzicht bij PFEIFFER 1925e: 462-464; BAAS 1969: 15, t. 2). RIDLEY (1916: 244-245) daarentegen zag meer gelijkenissen met Capitularina en nam dit laatste genus op in Chorizandra.

PFEIFFER (1920b: 7) beweerde ook bij C. sphaerocephala R.Br., net als bij Chrysitrix, een ovarium met een hangend ovulum te hebben waargenomen, en besloot dus om ook Chorizandra uit de Cyperaceae naar de Restionaceae over te brengen. In zijn later werk wordt wijselijk gezweven over deze bewering en de drie genera worden netjes in de Cyperaceae gelaten, in de Hypolytreae.

Gewoonlijk worden twee subgenera onderscheiden (subgenus Chorizandra en subgenus Cymbaria), die van elkaar verschillen doordat in het tweede de bloemgestellen meer open staan dan in het eerste, d.w.z. dat de glumae van het ene, terminale aartje elkaar minder overlappen, en dat ook de bloemetjes minder sterk dorsiventraal zijn samengedrukt, waardoor de twee laterale glumellae weinig of bijna niet meer zijn gekield en dus sterk op de gewone glumellae gaan lijken. Verder blijken soorten van het subgenus Chorizandra een dimeer gynoeceium te bezitten en die van Cymbaria een trimeer, hoewel de literatuurgegevens en persoonlijke waarnemingen elkaar voor een deel tegenspreken, maar te weinig soorten zijn bestudeerd om definitieve uitspraken toe te laten.

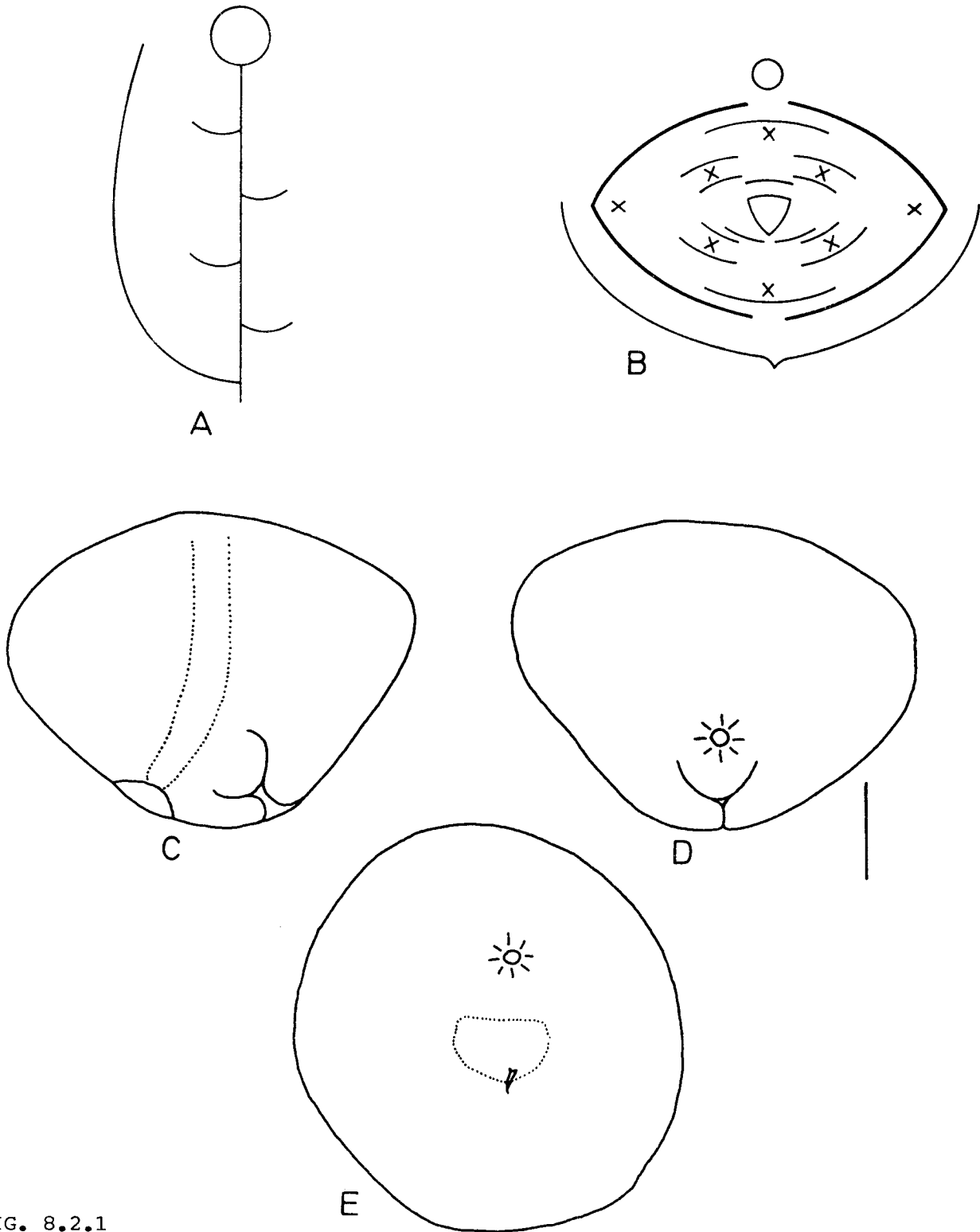


FIG. 8.2.1

*Chorizandra cymbaria* R.Br. -A: bloemgestel, zijzicht. -B: bloemetje, boven-  
 zicht. -C: embryo, sagittaal. -D: embryo, frontaal. -E: embryo, basaal. (A-E:  
 Thurtell & Coveny 3832, P).



## 2. Gegevens per soort

1) Chorizandra cymbaria R.Br.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.2.1)(\*A)

- Het bloemgestel bestaat altijd uit 1 enkel terminaal aartje, pseudolateraal door de sterke ontwikkeling van een lege bractea in het verlengde van de stengel.
- Het aartje is opgebouwd uit een groot aantal los spiraalig geplaatste glumae, waarvan de meeste een 2sl bloemetje axilleren.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit twee goed ontwikkelde lateraal geplaatste glumellae, enkel gevouwd langs de middennerf, eigenlijk weinig gekield, en elk met een meeldraad; daarbinnen staan een aantal (ca. 7) glumellae met elk een meeldraad, en centraal nog enkele (ca. 5) lege glumellae, rond het terminale, trimeer gynoeceum.

Besluit: Hypolytrum-type, met 1 enkel aartje.

## B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 71, fig. 61; GOETGHEBEUR 1981a: fig. 35) (FIG. 8.2.1)

- De omtrek is tolvormig tot breed obtrullaat.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, schuin lateraal;  
              - wk is goed ontwikkeld, ingezonken, schuin lateraal.
- Frontaal: - ks is smal spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 150-151).
- METCALFE (1971: 157-160, fig. 3, 22).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J.T. Buchholz 1371, Nieuw-Caledonië (K)
- F.A. Rodway 268, Australië (K)
- K. Thurtell & R. Coveny 3832, ibid. (P)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Op het materiaal dat voor deze studie is bestudeerd, is een opvallende structuur van de rachilla genoteerd: zeer sterk verkort, maar ellipsvormig in de breedte uitgroeid met de langste as evenwijdig aan de bloeistengel, en met daarop verspreide halflensvormige verhevenheden; op de flanken van deze samengedrukte bultjes zitten de glumellae, en op de top ervan het terminaal gynoecium.

## B. Embryo: —

## C. Vegetatieve anatomie:

- Door PFEIFFER (1920b) noch door METCALFE (1971: 159) zijn silica-lichaampjes in dit genus waargenomen. PFEIFFER (1920b) besloot daarom Chorizandra naar de Restionaceae over te brengen, wat een premature aktie bleek te zijn, te oordelen naar zijn later werk (PFEIFFER 1925e & 1927a).
- Verder gelden hier dezelfde opmerkingen als bij Chrysitrix en Lepironia.

## 4. Bespreking

Helemaal dezelfde opmerkingen als voor Lepironia gelden hier, vermits het nu duidelijk is geworden dat Chorizandra en Lepironia inderdaad zéér nauw verwante genera zijn, en behalve het embryo en het bloemgestel weinig of geen kwalitatieve verschillen vertonen; zelfs dié verschillen zijn erg gering: Schoenus-type tegen Fimbristylis-type en uiteenstaande glumae tegen dicht imbricate glumae respektievelijk.

Om de reden vermeld onder Lepironia worden beide genera hier nog ten voorlopige titel afzonderlijk gehouden.

## 2.2. Lepironia L.C. Richard

---

### 1. Taxonomie

Type: Lepironia mucronata L.C. Richard, nom. illeg. (= L. articulata (Retz.) Domin)

In dit monotypisch genus zijn ooit wel eens nieuwe soorten opgenomen, maar die horen duidelijk thuis in Mapania en Thoracostachyum (BENTHAM 1878: 342; KERN 1974: 462); de ene overblijvende soort L. articulata (Retz.) Domin is opnieuw een "zuidelijke" soort, voorkomend van Madagascar over Ceylon en S.E. Azië naar Indomaleisië, Australië en delen van Oceanië.

Morfologisch is het een opvallende verschijning en het is niet zo vreemd dat deze soort tot driemaal toe als type voor een genus heeft gefungeerd, voor Lepironia L.C. Rich., voor Chondrachne R.Br. en tenslotte Choricarpha Böck. BROWN (1810: 220) was er zich wel van bewust dat zijn eigen genus misschien met Lepironia samenviel, maar door de wat misleidende beschrijving van RICHARD (in PERSON 1805: 70) kon hij dit niet met zekerheid stellen. In hetzelfde werk wordt reeds gewezen op de sterke gelijkenissen met Chorizandra, dat slechts door de bloemgestelbouw zou verschillen. Latere auteurs hebben zich quasi unaniem bij deze mening aangesloten (overzicht bij PFEIFFER 1925e: 463; BAAS 1969: 15, t. 2).

Over de begrenzing van Lepironia t.o.v. Chorizandra bestaat enige twijfel, vermits diverse auteurs beide genera hebben verenigd (FENZL 1836: 116; KOYAMA 1961: 69; HOOPER 1973: 867) en andere ze slechts weifelend hebben uiteengehouden (BROWN 1810: 220; BENTHAM 1878: 343; PFEIFFER 1920b: 7; KERN 1974: 462). Meer hierover volgt in de bespreking van dit genus, wanneer de beschikbare gegevens even op een rijtje zijn gezet en een gefundeerd oordeel mogelijk wordt.

Net zoals voor Chrysitrix en Chorizandra heeft PFEIFFER (1920b) voorgesteld om ook dit genus naar de Restionaceae over te brengen, op grond van het ontbreken van de voor Cyperaceae kenmerkende kegelvormige siliciumafzettingen; de bloeistruktuurle kenmerken nl. heeft hij voor Lepironia niet kunnen waarnemen, en hij kon slechts verwijzen naar waarnemingen op het nauw verwante genus Chorizandra. Later komt hij evenwel op dit besluit terug (PFEIFFER 1925e & 1927a).

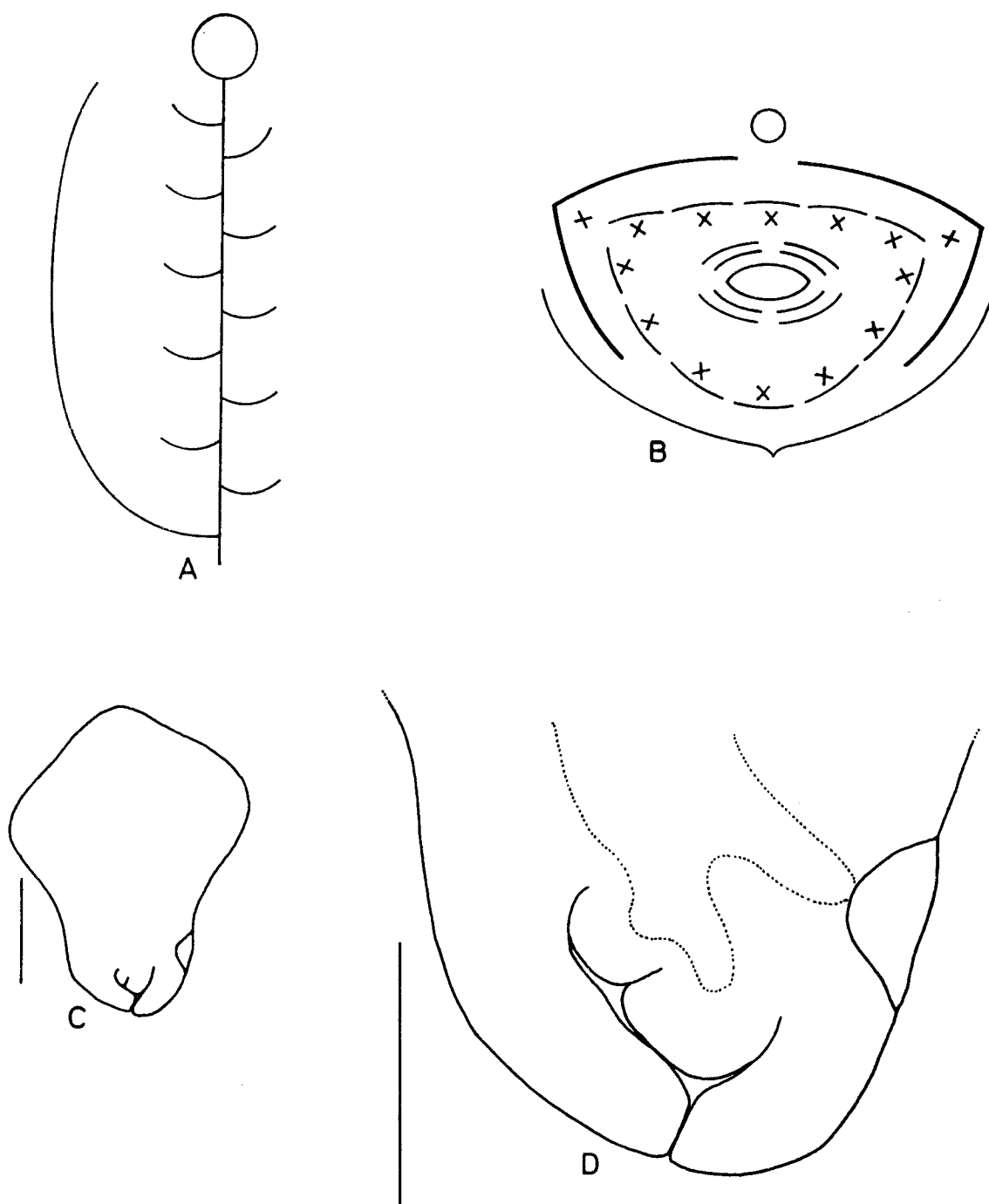


FIG. 8.2.2

*Lepironia articulata* (Retz.) Domin —A: bloemgestel, zijzicht. —B: bloemetje, bovenzicht. —C: embryo, sagittaal. —D: embryo, sagittaal, detail. (A: Amang Atjil 2311, WAG; B: naar CLARKE 1909: t. 118; C-D: Balansa s.n., 1922, L).

## 2. Gegevens per soort

1) Lepironia articulata (Retz.) Domin

A. Bloemgestel: (CLARKE 1909: tab. 118) (FIG. 8.2.2)(\*A)

- Het bloemgestel bestaat steeds uit 1 enkel terminaal aartje, pseudolateraal door de sterke ontwikkeling van een lege bractea in het verlengde van de stengel.
- Het aartje is opgebouwd uit een groot aantal dicht op-een en spiralig geplaatste glumae, waarvan een aantal (de hogere) een dorsiventraal samengedrukt 2sl bloemetje axilleert.
- De lagere bloemetjes bestaan uit 2 goed ontwikkelde, laterale, gekielde glumellae, al of niet met een meeldraad; verder een aantal (14-22) smalle, hyaliene glumellae, waarvan de onderste vaak leeg zijn, de hogere een meeldraad axilleren, en de hoogste rond het vruchttje ook meestal leeg zijn; terminaal bevindt zich dan een dimeer, dorsiventraal afgeplat gynoecium met een blijvende stijlbasis.
- De hogere bloemetjes verliezen eerst het terminaal gynoecium en nog hoger ook de meeldraden, een terminaal bloemetje is hier niet ontwikkeld.

Besluit: Hypolytrum-type, met 1 enkel aartje.

B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 73, fig. 60a-b)(FIG. 8.2.2)

- De omtrek is omgekeerd peervormig.
- Sagittaal: - b1 zeer goed ontwikkeld, b2 matig tot goed ontwikkeld, basaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is ellipsvormig tot rond of spleetvormig, subbasaal zichtbaar, dwars op of schuin t.o.v. b1.

Besluit: Fimbristylis-type, goed ontwikkeld, maar ks variabel.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 155-156).
- CHERMEZON (1937: 244).
- METCALFE (1971: 344-346, fig. 48, A-B).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Amang Atjil 2311, Borneo (WAG)
- Balansa s.n., 1922, Nieuw-Caledonië (L)
- S.F. Sinclair 39816, Maleisisch schiereiland (L)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Opnieuw heeft BENTHAM (1878: 342-343) voor een opmerkelijk korrekte beschrijving en interpretatie van het bloemgestel gezorgd. Tevens wijst hij op een bijzondere gelijkenis met Ecdeiocolea (Restionaceae), maar die is door de interne structuur van het bloemgestel totaal verschillend. PFEIFFER (1920b: 9) kon blijkbaar niet goed lezen, want hoewel hij Lepironia slechts via de literatuur kende, besloot hij toch voor een nauwe verwantschap met Ecdeiocolea wegens de bloemgestelstructuur, een uitspraak die hij later zelf moet corrigeren (PFEIFFER 1925e: 454).
- Het aantal en de positie van de meeldraden in de bloemetjes is vaak moeilijk vast te stellen, zeker bij fructificerend materiaal; wellicht axilleren de laagste twee, lateraal geplaatste glumellae steeds elk een meeldraad, zoals beschreven bij GOEBEL (1888: pl. 14, fig. 12) en KERN (1974: 460); de andere meeldraden zouden zich in de oksel van de buitenste glumellae bevinden (BENTHAM 1878: 342-343).

## B. Embryo: —

## C. Vegetatieve anatomie:

- Het ontbreken van de typische siliciumafzettingen bij dit genus heeft PFEIFFER (1920b: 8) ertoe gebracht om Lepironia naar de Restionaceae over te brengen. METCALFE (1971: 53) wijdt hieraan een interessante, kritische beschouwing, en stelt dat het -soms schijnbaar!- ontbreken van dergelijke afzettingen een uitsluiting uit de Cyperaceae nog niet noodzakelijk maakt, vermits hij bvb. ook bij Hypolytrum tot nu toe geen silica-lichaampjes heeft kunnen waarnemen (cf. Chrysitrix!).

## 4. Bespreking

Bloeimorfologische kenmerken wijzen erop dat Lepironia in de Hypolytreae s.l. thuishoort, maar aangezien in deze studie die tribus wordt opgesplitst in Hypolytreae s.s. en Chrysitricheae, moet even verder worden gekeken naar die kenmerken van Lepironia, die in een of andere zin zouden kunnen wijzen.

Vooreerst is er het goed ontwikkelde embryo van het Fimbristylis-type, dan de juncoïde habitus, het sterk verarmde bloemgestel en het bijzonder gedifferentieerde aartje waarin bloemetjes met een dimeer gynoecium: allemaal hoog geëvolueerde kenmerken, die sterk doen vermoeden dat Lepironia in de Chrysitricheae hoort, zoals reeds vroeger door de meeste auteurs gesuggereerd of effectief gesteld.

De affiniteit met Chorizandra valt niet te ontkennen, makromorfologisch althans; maar ook de anatomie is vrij goed gelijkend, en eigenlijk alleen de embryo's zijn duidelijk verschillend. Maar ook dit verschil kan zich eventueel op subgenus-niveau situeren, zoals het in deze studie -voorlopig- is gebruikt bij Diplacrum, waar Sphaeropus en Pteroscleria als subgenera in Diplacrum s.l. zijn ondergebracht, omdat beide taxa zelden of nooit als genus worden erkend. Hier echter is Chorizandra net wél meestal als genus onderscheiden. We behouden in die twee gevallen de "klassieke" status, totdat een meer gedetailleerde studie van alle soorten in meer kenmerken is doorgevoerd.

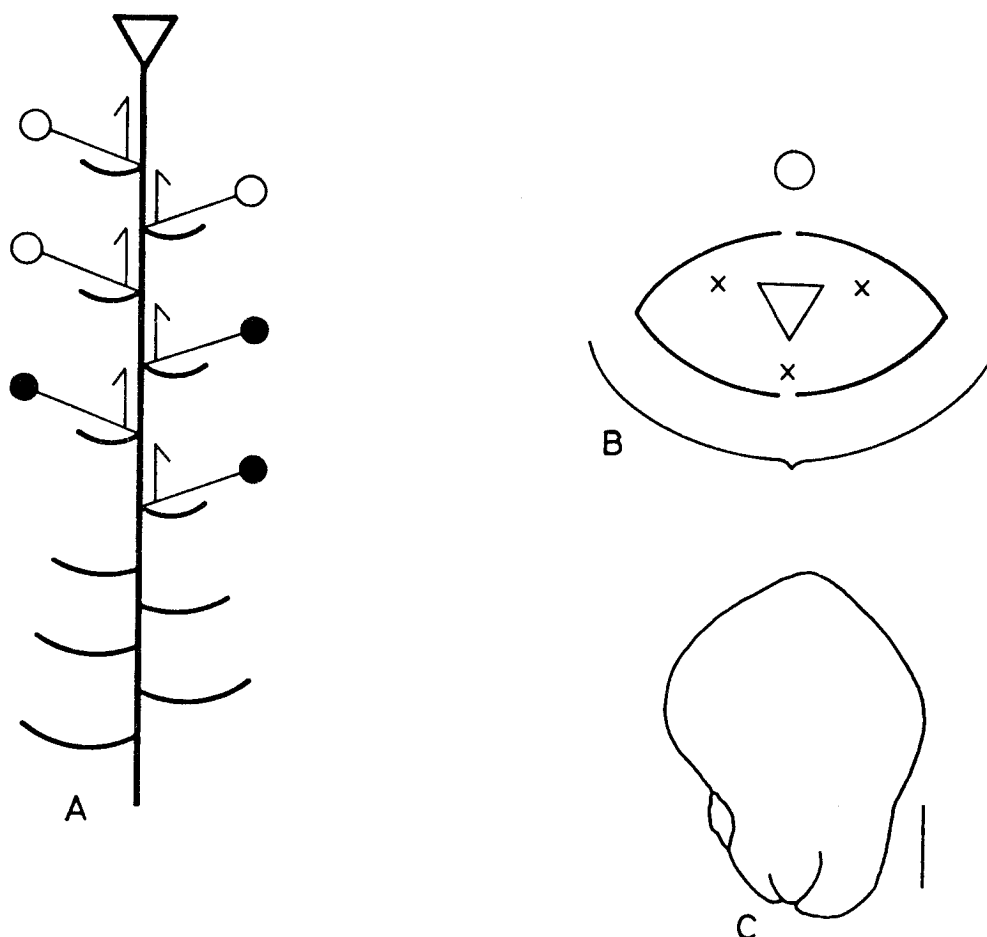


FIG. 8.2.3

Hellmuthia membranacea (Thunb.) Haines & Lye —A: bloemgestel, zijzicht. —B: bloemetje, bovenzicht. —C: embryo, sagittaal. (A: Reichenbach f. 1775, BR; B: naar CLARKE 1909: t. 47; C: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 35Q).



## 2.3. Hellmuthia Steud.

---

### 1. Taxonomie

Type: Hellmuthia restioides Steud., nom. illeg. (=H. membranacea (Thunb.) Haines & Lye)

Deze Zuidafrikaanse kustplant staat van oudsher bekend als Scirpus membranaceus Thunb. Reeds vrij vroeg heeft die interesse opgewekt bij cyperologen, omwille van het merkwaardige voorkomen van 2 lateraal geplaatste, gekielde glumellae, tenminste bij de lagere bloemetjes van het aartje. Door die bijzonder gevormde glumellae kon deze soort een zeer belangrijke rol spelen in de synanthiumtheorie, zoals verdedigd door MATTFELD (1938: 111-112), HOLTUM (1948: 530), SCHULTZE-MOTEL (1959a: 133-137). Voordien had ook BENTHAM (1883: 1051) gesuggereerd dat deze soort Hypolytrum met Scirpus zou verbinden. Later is deze idee door de hoger vermelde auteurs uitgediept: de twee laterale kafjes zouden homoloog zijn met de twee gekielde glumellae, die zo kenmerkend zijn voor de meeste soorten uit de Hypolytreae s.l. Een andere mening wordt verkondigd door bvb. CLARKE (1898: 225) en EITEN (1976a: 91, 93), die denken dat de bewuste schubjes eerder hoogevoeutieve semofyletische vormen zijn, en wellicht uit borstelharen zijn ontstaan, zoals ook bij bvb. Schoenoplectus littoralis (Schrad.) Palla en Fuirena is waar te nemen.

HAINES & LYE (1976) geven een vrij goed overzicht van deze problematiek, stellen een gedetailleerde beschrijving van deze soort op, en bespreken tenslotte de taxonomische positie. Op grond van 1) de grote gelijkenis tussen de 2 schubjes van de besproken plant en de 2 "profyllen" van Hypolytreae s.l., en 2) de dikwandige vrucht besluiten HAINES & LYE (1976: 66) om het oude genus Hellmuthia te revalideren met H. membranacea (Thunb.) Haines & Lye als enige soort.

## 2. Gegevens per soort

1) Hellmuthia membranacea (Thunb.) Haines & Lye

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.2.3)(\*A)

- De hoofdas is vertakt volgens een dicht NVP; de bracteae zijn volledig open, de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- Een aartje bestaat uit een groot aantal spiraalig geplaatste glumae, elk een 2sl bloemetje axillerend (de laagste zijn vaak leeg).
- De lagere bloemetjes zijn opgebouwd uit 3 meeldraden, waarvan de 2 laterale elk door een gekielde glumella worden geaxilleerd, en verder een trimeer gynoecium; de hogere bloemetjes missen deze schubjes.

Besluit: Hypolytrum-type, met reducties.

## B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1964: 127, pl. 32, 12-13 &amp; 1965: 310-311, fig. 35Q) (FIG. 8.2.3)

- De omtrek is obovaal, met licht ingezonken flanken.
- Sagittaal: - b1 is vrij goed ontwikkeld, basaal;  
- wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is door de basale ligging niet goed waarneembaar, maar lijkt breed ellipsvormig tot zelfs rond, waardoor de ligging t.o.v. b1 niet uit te maken valt, maar zeker niet duidelijk // b1 is.

Besluit: Fimbristylis- of Cyperus-type?, vrij goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- HAINES & LYE (1976: 61, 64, fig. 2).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- H. Bolus 4357, Zuid-Afrika (K)
- Drège 3943, ibid. (P)
- K. Lye 6660 (PRE).
- R.N. Parker 4792, ibid. (K)
- Reichenbach f. s.n., 1775, ibid. (BR).

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Het is misschien de moeite waard om de bloembioologie van deze soort te volgen. HAINES & LYE (1976: 65) melden dat in hun materiaal alleen de bloemetjes zonder glumellae rijpe vruchtjes leverden, terwijl CLARKE (1909: t. 47,48) duidelijk 2-slachtige bloemetjes, omhuld door glumellae, heeft laten tekenen. Zelf heb ik vastgesteld dat de lagere bloemetjes, d.w.z. deze voorzien van glumellae, inderdaad zelden of nooit tot rijping komen. STEUDEL (1855: 90) beschreef de bloemen zelfs als tweehuizig, maar daarbij had hij wellicht planten voor zich, die toen resp. m of vr bloeiden (of in vrucht stonden).

## B. Embryo: —

## C. Vegetatieve anatomie:

- Hellmuthia is niet door METCALFE (1971) bestudeerd, maar dank zij een andere studie (HAINES & LYE 1976) kunnen we dit genus toch anatomisch vergelijken met de bevindingen voor Chrysitrix, Chorizandra en Lepironia, die wel in METCALFE (1971) zijn behandeld. De stengeldoorsnede is sterk gelijkend inzake vorm, ligging van de vaatbundels, sklerenchym, chlorenchym, net zoals de epidermisstructuur en stomatopositie. Het blad is moeilijker vergelijkbaar omdat de goed ontwikkelde, op doorsnede crescentiforme bladeren van Hellmuthia niet onder die vorm voorkomen bij de drie andere genera, maar fundamentele of opvallende verschillen zijn er niet.

## 4. Bespreking

Het belangrijkste en meest zwaarwegende kenmerk van Hellmuthia is de aanwezigheid, tenminste bij de lagere bloemetjes van het aartje, van 2 lateraal geplaatste, gekielde glumellae. Dergelijke structuren zijn in hun verspreiding over de Cyperaceae beperkt tot de Hypolytreae en Chrysitricheae, en als nu blijkt dat ook de vegetatieve anatomie, de bloemgestelstructuur, de vruchtbouw en de embryovorm geen elementen van tegenspraak leveren, die tegen deze affiniteit zouden kunnen ingaan, dan kan met vrij grote zekerheid worden gesteld dat HAINES & LYE (1976: 66) gelijk hadden toen ze dit genus in de Hypolytreae s.l. plaatsten.

Maar zij gingen verder, en nemen Hellmuthia op in de "Mapaniinae", samen met Thoracostachyum, Hypolytrum, Mapania, en daar ga ik niet meer mee akkoord. Tegen deze insluiting spreken de habitus (min of meer juncoïd), de anatomie (xeromorf), de auto-ecologie (zonnige kustduinen), het sterk verarmde bloemgestel (slechts enkele aartjes) en de relatief hoge ontwikkelingsgraad van het volgroeide embryo. Om al deze redens denk ik dat Hellmuthia beter past in de meer geëvolueerde Chrysitricheae, waar al deze kenmerken wel aanwezig zijn. Meer onderzoek kan wellicht nuttig zijn, vnl. i.v.m. de vruchtmorfologie, de vruchtanatomie, het voorkomen en de vorm van siliciumafzettingen.

Hellmuthia kan m.i. niet worden gezien als een fylogenetische overgangsoort tussen Hypolytrum en Scirpus; eerder gaat het om een plant die in haar bloemgestel de semofyletische lijn toont die van een Hypolytrum-bloemgestel naar dat van Scirpus kan leiden. Hellmuthia betekent wellicht het eindpunt van een evolutielijn in de Chrysitricheae, gezien de vele hoogevoelutieve trekjes die we hier kunnen waarnemen: embryo van het Fimbri-stylis- of Cyperus-type, sterk gereduceerde glumellae, bloemetjes met een konstant aantal meeldraden, bladeren vaak gereduceerd tot bladscheden,...

## 2.4. Chrysitrix L.

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: Chrysitrix capensis L. (PHILLIPS 1951: 157)

Dit kleine genus omvat een 5-tal soorten, 4 in de Kaap en 1 in West-Australië. Naast hun buitengewone sierlijkheid vertonen ze nog een aantal bijzonder merkwaardige kenmerken, waardoor Chrysitrix zeker de prijs voor originaliteit in de Cyperaceae haalt. Vooral het bloemgestel komt bij veel auteurs zo ongewoon over, dat alle mogelijke en onmogelijke verklaringen worden gebruikt om de feiten met de theorie te doen kloppen, en dat terwijl de structuur eigenlijk zeer eenvoudig te interpreteren is.

Reeds sinds BROWN (1810: 220-221) worden de affiniteiten van dit genus door quasi alle auteurs met Chorizandra en Lepironia gezien. Sinds LESTIBOUDOIS (1819: 21) worden ze in een groep gezet, enigzins verwijderd van, maar met toch niet te ontkennen gelijkenissen met de Hypolytreae s.s. (overzicht bij PFEIFFER 1925e: 462 & BAAS 1969: 15, t. 2). Eenmaal is zelfs gepoogd om aan te tonen dat Chrysitrix en zijn verwanten tot de Restionaceae zouden behoren (PFEIFFER 1920b). SCHÖNLAND (1922: 63, pl. 72) wist de argumenten door PFEIFFER gebruikt, goed te ontkrachten. Alleen wil ik hier één ding aan toevoegen: PFEIFFER (1920b: 7) beweert dat hij bij C. capensis L. en Chorizandra sphaerocephala R.Br. een hangend ovulum heeft waargenomen, en dat is bij alle door mij bestudeerde materiaal zeker niet het geval, het ovulum is duidelijk zittend. Misschien heeft PFEIFFER de vruchtjes van Chrysitrix omgekeerd bestudeerd, ze zijn nl. versmallend naar de basis toe en breed afgerond aan de top! Voor Chorizandra echter zie ik geen verklaring voor die foutieve waarneming...

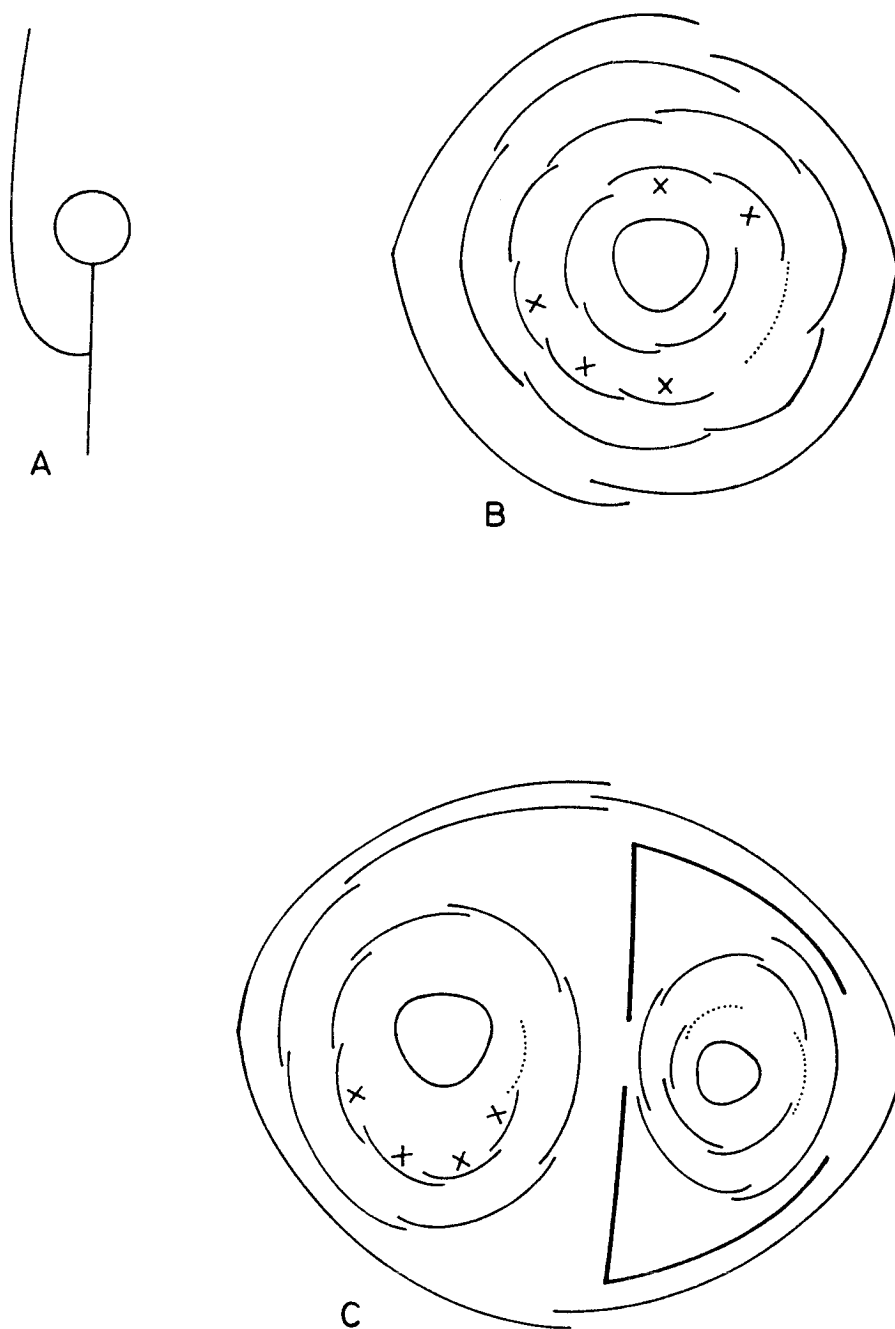


FIG. 8.2.4

*Chrysitrix capensis* L. -A: bloemgestel, zijzicht. -B: aartje met een terminaal bloemetje, bovenzicht. -C: aartje met een lateraal en een terminaal bloemetje, bovenzicht. (A-C: Hugo 1808, GENT).

## 2. Gegevens per soort

1) Chrysitrix capensis L.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.2.4)(\*A)

- Het bloemgestel is uniek binnen de Cyperaceae, het bestaat nl. uit één enkel terminaal 2sl bloemetje.
- Dit bloemetje is omgeven door enkele (meestal) lege glumae (waarvan de laagste, die in het verlengde van de stengel ligt, misschien eerder als een bractea moet worden beschouwd?), maar deze glumae gaan qua vorm, kleur en consistentie min of meer abrupt over in de veel smallere, meer hyaliene en teerdere buitenste glumellae, die elk een meeldraad dragen; de bovenste glumellae zijn leeg, en helemaal aan de top van het breed-konische deel van de bloemas as bevindt zich het terminale, meestal trimere gynoecium (vaak met 6 stijltakken).
- Zeer zelden (één enkel geval op tientallen bestudeerde bloemgestellen) heb ik een tweede, lateraal bloemetje kunnen waarnemen, in de oksel van het tweede kafje; hierbij komt het feit dat de laagste twee glumellae van dit bloemetje lateraal staan en in het midden gevouwd zijn (zonder stekels op de vouw): dit is een zeer kenmerkende eigenschap van de Hypolytreae s.l. waartoe de Chrysitricheae veelal worden gerekend, maar net bij Chrysitrix zelf was dit kenmerk nooit gezien of tenminste niet gesignaleerd.

Besluit: Hypolytrum-type, sterk gereduceerd.

## B. Embryo: geen goed rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 151).
- CHERMEZON (1929b: 90-92, fig. 11).
- METCALFE (1971: 160-162, fig. 23A-B).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- E. Esterhuysen 6767, Zuid-Afrika (PRE)
- Hanekom 1278, *ibid.* (K)
- L. Hugo 1808, *ibid.* (GENT)

2) Chrysitrix dodii C.B. Clarke

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij C. capensis, maar een lateraal bloemetje is nooit waargenomen.

Besluit: vermoedelijk Hypolytrum-type, sterk gereduceerd.

## B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J.J. Bos 576, Zuid-Afrika (WAG)

3) Chrysitrix cf. subteres (C.B. Clarke) Pfeiff.

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij C. capensis, maar de breed-konische bloemas-top is zelf aan de top opgedeeld in drie kleinere konische topjes, elk met een aantal glumellae (en hun meeldraad) en met terminaal een dimeer gynoecium, met 2 stijltakken; dit is geen eenmalige waarneming, maar een konstant gegeven, weliswaar in 1 enkele kollektie! Deze structuur kan wel op twee manieren worden geïnterpreteerd:

- 1) een normaal terminaal bloemetje heeft zich op een of andere manier apikaal in drie evenwaardige delen gesplitst, waarbij dit soort vertakking niet tot een van de gewone types kan worden herleid,
- 2) ofwel zijn drie bloemetjes, een terminaal en twee laterale, versmolten geraakt, maar slechts gedeeltelijk, niet hun toppen met een deel van de glumellae en de gynoecia;

in beide gevallen gaat het om een bijzonder ongewoon soort vertakking, dat niet aan de gekende patronen binnen de Cyperaceae beantwoordt.

Besluit: vermoedelijk Hypolytrum-type, sterk gereduceerd.



- B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.
- C. Vegetatieve anatomie: geen literatuurgegevens.
- D. Bestudeerd materiaal:
  - L. Hugo 1809, Zuid-Afrika (GENT)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Het aantal stijltakken kan bij C. capensis en C. dodii 4-6 bedragen, wellicht te wijten aan een secundaire splitsing van (een van) de oorspronkelijke drie stijlen.
- Anders is de situatie bij de Chrysitrix-soorten met een dimeer gynoecium, waar het aantal stijltakken per vruchtje steeds 2 bedraagt; het hoger aantal, meestal 6, dat men uit het bloemgestel te voorschijn ziet treden, komt overeen met 3 paren stijltakken, waarbij elk paar behoort tot een dimeer gynoecium: deze configuratie is waargenomen en besproken bij C. cf. subteres, en hetzelfde komt misschien ook voor bij de enige Australische soort C. distigmatosa C.B. Clarke, ofwel gaat het daar echt om een aartje met 3 bloemetjes, een terminaal en twee lateraal, zoals in deze studie is beschreven voor C. capensis, en zoals gesuggereerd wordt in de beschrijving: "caput terminale, e 3-1 spicis sessilibus formatum" (CLARKE 1904: 82-83, fig. 5,A-F); materiaal van deze soort was helaas niet beschikbaar.
- EITEN (1976a: 91, fig. 12) beschrijft de situatie wel min of meer korrekt, maar op de bijhorende figuur staat het enige bloemetje lateraal in de oksel van een gluma, zeer in tegenspraak tot de eigen tekst: "therefore this pseudanthium does not arise in the axil of a subtending covering bract".

- Het Chrysitrix-bloemgestel is een uitstekend voorbeeld van wat niet ondubbelzinnig gedefinieerde termen en ver-  
keerd gelegde homologierelaties kunnen veroorzaken. Zo  
bvb. CLARKE (1898: 292-293) die het heeft over "head 1,  
lateral of a few spikes" en "spikelets several, 1-flowe-  
red, 1-sexual, in a dense spike"; SCHÖNLAND (1922: 63)  
die eerst heel omzichtig spreekt van "the terminal  
structure bearing the sexual organs" maar dan doorgaat  
"was at one time looked upon as a single flower, but is  
now generally considered a spikelet bearing a single  
staminal flower surrounded by one-staminate flowers".  
PFEIFFER (1925e: 455) doet zijn best om een zeer inge-  
wikkeld patroon te konstrueren, maar zijn uitleg komt  
me zeer verward en quasi onverstaanbaar over, konkreet  
over C. subteres schrijft hij: "spiculae (sic) permul-  
tae (ca. 250)" (o.c.: 448).
- BENTHAM (1883: 1057) daarentegen heeft het bij het rech-  
te eind: "spiculae 1-2-florae, floribus hermaphrodi-  
tis", maar voorzichtig als hij is, wijst hij ook duide-  
lijk op een tweede interpretatiewijze.
- Bij de bespreking van de bloemgestelstructuur bleek dat  
er hier eigenlijk geen scherpe grenzen tussen bractea,  
gluma en glumella kunnen worden getrokken. Dit valt ei-  
genlijk te verwachten, vermits het daarbij gaat om vol-  
komen homologe foliaire structuren, die van elkaar ver-  
schillen alleen in de mate van complexiteit van de  
structuren die ze axilleren.

#### B. Embryo:

- Door de zeer gewaardeerde medewerking van het herbarium  
STE had ik van twee Chrysitrix-soorten abundant bloei-  
end en zelfs vruchtzettend materiaal ter studie. De  
vruchtjes bleken echter p.m.p. onrijp en de enkele die  
rijp leken, bevatten een onderontwikkeld of helemaal  
niet ontwikkeld zaad, hoewel de zaadhuid soms wel de ge-  
hele ruimte binnenin omspande, en normaal gekleurd was,  
met roodbruine raphe en chalaza, maar toch binnenin he-  
lemaal leeg was...

#### C. Vegetatieve anatomie:

- Uit de werken van BAAS (1969: 9-10, t. 1) en METCALFE  
(1971: 162) zou blijken dat Chrysitrix, samen met Lepi-  
ronia en Chorizandra een groepje verwante soorten  
vormt, met affiniteiten enerzijds naar de Hypolytreae,  
maar anderzijds ook naar de rhynchosporoïde groep, op  
basis van de volgende argumenten:

- 1) Het voorkomen van tetracytische stomata is zeer beperkt binnen de Cyperaceae, bij enkele Hypolytreae (o.a. Lepironia), bij Evandra en Tetraria, en bij Afrotrilepis en Lagenocarpus (METCALFE 1971: 52). Dit zegt m.i. toch weinig over de relatie Chrysitricheae-'Rhynchosporae'.
  - 2) Deze drie genera bezitten op dwarse doorsnede isobilaterale, cilindrische tot crescentiforme bladeren, waardoor hun anatomie natuurlijk sterk gaat lijken op die van bepaalde rhynchosporoïde genera met dezelfde bladtypes. Als men daarbij aanneemt zoals METCALFE (1971: 53-54), dat dit fenomeen, de ontwikkeling van isobilaterale bladeren, zich slechts éénmaal binnen de Cyperaceae heeft kunnen ontwikkelen, dan zouden alle soorten met dit kenmerk een gemeenschappelijke stam moeten hebben: deze idee wordt hier ten stelligste verworpen.
- Van de voorgaande argumenten blijft dus slechts over dat de vermelde drie genera een ongetwijfeld homogene groep vormen, binnen de Hypolytreae s.l., waar ze bloeimorfologisch en ook anatomisch toch in mindere of meerdere mate op lijken. Met de 'Rhynchosporae' echter zijn de affiniteiten niet bewezen.

#### 4. Bespreking

Het zeer ongewone bloemgestel van Chrysitrix sluit zich niettemin aan bij dat van de Hypolytreae s.l., door de inwendige bouw van het bloemetje, met het ene terminale gynoecium en de talrijke meromonandriale meeldraden, telkens geaxilleerd door hun glumella. Zeer belangwekkend hierbij is de waarneming in deze studie van de twee laterale, gevouwde glumellae aan de basis van een lateraal bloemetje, aangezien de aanwezigheid van deze twee glumellae voor de Hypolytreae s.l. het morfologisch kenmerk bij uitstek vormt.

De anatomische eigenschappen wijzen ook duidelijk in de richting van de Hypolytreae, terwijl de vermeende affiniteiten met de 'Rhynchosporae' eensdeels wellicht op foutieve praemissen berusten, voor een ander deel op zeer zwakke gronden.

Het ontbreken van embryografische gegevens is wel te betreuren, omdat deze een belangrijk onderscheidend kenmerk lijken te zijn tussen de Hypolytreae s.s. en de Chrysitricheae.

Het hoog-evolutieve karakter, en dus het behoren tot de Chrysitricheae blijkt uit de gespecialiseerde bouw van de vegetatieve delen, het sterk gereduceerd bloemgestel en de bijzondere vorm van de bloemas.

Tabel 8.3.1 : Een vergelijking van de Scirpeae-genera

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Scirpus</u></b>	<b><u>Eriophorum</u></b>	<b><u>Sumatrosclirpus</u></b>	<b><u>Phyllosclirpus</u></b>	<b><u>Baeothryon</u></b>
<i>Bladlarina</i>	+	+/-	+	+	-
<i>Ligula</i>	+	+	+	+	+
<i>Bloemgestel</i>	open	open	open	samengetrokken	(open)
<i>Aantal aartjes</i>	talrijk	1 - enkele (veel)	talrijk	(1 -) enkele	1 (- enkele)
<i>Filamenta verlengend</i>	-	-	+	-	-
<i>Aantal glumellae</i>	3 + 3	> 10	3 + 3	3 + 3	3 + 3
<i>Glumellae verlengend</i>	± / ++	++	±	±	±
<i>Embryotype</i>	Fimbristylis	Fimbristylis	?	Schoenus	Carex
<i>Chromosoomgetal n</i>	(...) 25 - 32 (...)	29, 30 (31)	?	?	(29, 39) 52

### 3. Scirpeae Kunth ex Dumort.

---

#### 1. Overzicht der genera

1. Scirpus L.: (20?) Holarctis, SE.Az., Malesia
- 1b. Trichophorum Pers.: (15?) Indië, SE.Az., Japan, Sumatra, gem. N-Am., S.Z-Am.
2. Eriophorum L.: (20?) Holarctis, Z-Afr. (indigeeen?)
- 2b. Eriophoropsis Palla: (1) Atl. N-Am.
- 2c. Erioscirpus Palla: (3) Indië, SE.Az.
3. Sumatrosirpus Oteng-Yeboah: (1) Sumatra (> 2000 m)
4. Phylloscirpus C.B. Clarke: (5) E.USA, Andesgebergte
5. Baeothryon A. Dietr.: (10) Holarctis, trop. Az. gebergten, Andes

#### 2. Sleutel tot de genera (tabel 8.3.1)

- 1A. Bloemgestel verarmd, samengetrokken; glumellae 3+3, zelden 3+0 ..... 2
- B. Niet deze combinatie van kenmerken ..... 3
- 2A. Bloemgestel gereduceerd tot 1 aartje (zelden enkele aartjes); bladeren gereduceerd (zeer zelden met goed ontwikkelde lamina) ..... Baeothryon
- B. Bloemgestel met meerdere aartjes; bladeren met goed ontwikkelde lamina ..... Phylloscirpus
- 3A. Filamenta verlengen na de bloei ..... Sumatrosirpus
- B. Niet zo ..... 4
- 4A. Glumellae meer dan 10, zeer zelden slechts 3+3, maar dan aartjes groot, wat overhangend en met taaie, zwarte glumae ..... Eriophorum
- B. Glumellae 3+3; aartjes steeds klein, met groene, vliezige glumae ..... Scirpus

## 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

Van deze tribus is de omschrijving en de begrenzing t.o.v. verwante groepen niet zeer duidelijk. Hoofdzakelijk worden de hier ingesloten genera opgenomen op de grond van het ontbreken van duidelijk differentiërende kenmerken; onderling vormen ze een rij min of meer direkte verwanten, maar de homogeniteit is niet gewaarborgd.

Als gemeenschappelijk en positief kenmerk is er de hoge differentiatiegraad van de glumellae, die vaak zeer lang worden, of opgesplitst zijn tot talrijke zilverwitte zijdeharen. Deze differentiatie zien we optreden in verschillende genera, en wellicht is dit fenomeen enkele keren onafhankelijk van elkaar opgetreden. Vruchtwandstudie kan misschien meer gegevens opleveren om deze problemen op te klaren. Hier kan ik ook wijzen op het feit dat soorten uit Scirpus (incl. Trichophorum), Baeothryon en Eriophorum (incl. Eriophoropsis) door dezelfde roesten (Uredinales) worden aangetast (SAVILE 1972: 2594, t.1), maar Schoenoplectus en Bolboschoenus telkens door andere: een bijkomend argument om Scirpus s.l. te verwerpen. Voor Erioscirpus en Phylloscirpus ontbreken deze gegevens.

Baeothryon heeft ongeveer het hele gamma van glumellaetypes (niet de sterk verdeelde), gekombineerd met een sterk gereduceerd bloemgestel en een embryo van het Carex-type. Het zijn planten uit venige, boreale milieus en als zodanig eigenlijk sterk gespecialiseerd.

Misschien hiermee verwant, maar met onzekere affiniteiten, is Phylloscirpus, een wat duister genus, waarvan de soorten en hun variabiliteit slecht gekend zijn. Ook hier is het bloemgestel gereduceerd, tot een hoofdjesachtig aggregaat van enkele aartjes, en het embryo behoort tot het Schoenus-type. CLARKE (1908a: 44) rekende dit genus tot de rhynchosporoïde groep, op grond van de enkele lege laagste glumae, en stelde het in de verwantschap van Carpha. Phylloscirpus kan zich inderdaad op de grens van de scirpoïde en rhynchosporoïde groep bevinden, net zoals bvb. de Dulichieae. Dit is trouwens voor mij een reden te meer om beide groepen niet op subfamilie niveau te scheiden, maar ze als diverse gelijkwaardige tribus te behandelen binnen de grote en veelvormige subfamilie Cyperoideae.

Aan de andere kant zijn er dan de genera met antheloïde bloemgestellen, waarvan de eerste, Sumatroscirpus, meteen al zeer sterk opvalt door het bezit van verlengde filamenta en door haar merkwaardig en zeer beperkt areaal op enkele Sumatraanse bergen. Door KÜKENTHAL (1940c: 301) werd deze vreemde soort in de nabijheid van Bolboschoenus geplaatst, en voorlopig

behieldd KERN (1974: 501) deze allokatie, hoewel "it probably represents a separate section". Ondanks de ontbrekende embryografische gegevens (die in deze materie beslissend kunnen werken) meen ik dat KERN gelijk heeft. Daarvoor baseer ik me op het voorkomen van een ligula bij deze soort, orgaan dat ontbreekt bij Bolboschoenus. Een andere cyperoides soort met verlengde filamenta vormt het genus Androtrichum, van de SE kust in Zuid-Amerika: dit fenomeen lijkt me te wijten aan een zeer toevallige konvergentie.

Tenslotte blijven nog twee genera over, Scirpus en Eriophorum. Scirpus is soms verder opgedeeld in sectio Scirpus, Androcoma (Nees) Benth. en Trichophorum (Pers.) Darl., deze laatste is zelfs enige keren op generisch niveau erkend. De verschillen zijn eerder subtiel te noemen, en ze zijn niet mutueel exclusief, vooral de lengte en de textuur van de glumellae en enige habituele verschillen worden gebruikt. Mij lijkt het sectio-niveau aangewezen voor de subeenheden van dit alleszins homogene groepje.

Meer problemen levert Eriophorum, waaruit enkele soorten zijn afgescheiden of onderscheiden, als Erioscirpus, Eriophoropsis of subgenus Japonicus (Koyama) Oteng-Yeboah. Precies E. japonicum Maxim., de enige soort uit dit laatste taxon zorgt voor heel wat problemen. Zijn 3+3 glumellae zijn antrors ruw in de bovenste helft (Scirpus-kenmerken!) maar het bloemgestel is opgebouwd uit een relatief klein aantal grote, hangende aartjes met taaie, zwarte glumae, donkere schedevormige bracteae, en gereduceerde stengelbladeren met minstens een zwarte top (Eriophorum-kenmerken!). Merkwaardig is alleszins dat PALLA (1896: 144) deze soort zonder enige twijfel tot Eriophorum rekent, hoewel hij zelf expliciet stelt dat al die soorten talrijke en gladde glumellae moeten bezitten. Soorten met 3+3 glumellae brengt hij onder in Scirpus of Baeothryon ("Trichophorum"), en soorten met talrijke maar ruwe glumellae worden beschreven als Erioscirpus, terwijl Eriophoropsis een afwijkende anatomie bezit en slechts 1 enkele meeldraad per bloemetje. Eriophorum s.l. stelt dus inderdaad een wat heterogeen genus voor, maar de opsplitsing door PALLA (1896) voorgesteld, lijkt me niet bevredigend, een nauwkeurige revisie is vereist om tot werkelijk homogene deelgroepen te komen. Ook de afgrenzing t.o.v. Scirpus zal daarmee heel wat duidelijker worden. De sleutel tot het probleem ligt wellicht in Centraal-Azië en de Himalaya, waar reeds zoveel merkwaardige en slecht gekende soorten zijn gesignaleerd.

Tabel 8.3.2 : Kritische typesoorten binnen de Scirpeae

Deze studie	OTENG-YEBOAH 1974a, 1974b	KOYAMA 1958	CLARKE 1908a	BEETLE 1941a - 1946	PALLA 1896
<b>Scirpus</b> <i>S. sylvaticus</i> L.	<b>Scirpus</b> sect. <i>Scirpus</i> T	<b>Scirpus</b> sect. <i>Scirpus</i> T	<b>Scirpus</b> sect. <i>Seidlia</i>	<b>Scirpus</b> sg. <i>Scirpus</i> sect. <i>Nemocharis</i> T	<b>Scirpus</b>
<i>S. giganteus</i> Kunth	-	sect. <i>Trichophorum</i> ser. <i>Androcoma</i> T	sect. <i>Isolepis</i> * <i>Holoschoeneae</i>	-	-
<i>S. asper</i> Presl	-	ser. <i>Androcoma</i>	sect. <i>Euscirpus</i> * <i>Lacustres</i>	sect. <i>Androcoma</i> ser. <i>Euandrocoma</i> T	-
<i>S. lineatus</i> Michx.	sect. <i>Lineatus</i> T	ser. <i>Trichophorum</i>	sect. <i>Seidlia</i>	ser. <i>Lineatae</i> T	<b>Scirpus</b>
<i>S. cyperinus</i> L.	sect. <i>Lineatus</i>	ser. <i>Trichophorum</i> T	sect. <i>Seidlia</i>	sect. <i>Trichophorum</i> T	<b>Scirpus</b>
<b>Eriophorum</b> <i>E. vaginatum</i> L.	<b>Eriophorum</b> sg. <i>Eriophorum</i> sect. <i>Eriophorum</i> T	sect. <i>Vaginati</i> subsect. <i>Vaginati</i>	<b>Eriophorum</b> sect. 1	-	<b>Eriophorum</b>
<i>E. angustifolium</i> L.	sect. <i>Phyllanthela</i> T	subsect. <i>Phyllanthela</i>	sect. 2	-	<b>Eriophorum</b>
<i>E. virginicum</i> L.	sg. <i>Eriophoropsis</i> T	sect. <i>Lachnophorum</i> ser. <i>Eriophoropsis</i> T	sect. 2	-	<b>Eriophoropsis</b>
<i>E. japonicum</i> Maxim.	sg. <i>Japonicus</i> T	sect. <i>Japonici</i> T	sect. <i>Seidlia</i>	<b>Eriophorum</b>	<b>Eriophorum</b>
<i>E. microstachyum</i> Böck.	<b>Erioscirpus</b> sg. <i>Erioscirpus</i> T	sect. <i>Lachnophorum</i> ser. <i>Lachnophorum</i>	sect. <i>Lachnophorum</i>	-	<b>Erioscirpus</b>
<i>E. comosum</i> Wall.	sg. <i>Lachnophorum</i> T	ser. <i>Lachnophorum</i> T	sect. <i>Lachnophorum</i>	-	<b>Erioscirpus</b>
<b>Baeothryon</b> <i>B. caespitosum</i> (L.) A. Dietr.	-	sect. <i>Baeothryon</i> ser. <i>Baeothryon</i> T	sect. <i>Monostachyae</i> * <i>Caespitosi</i>	sect. <i>Baeothryon</i> T	<b>Trichophorum</b>
<i>B. alpinum</i> (L.) Egorova	<b>Trichophorum</b> sg. <i>Trichophorum</i> T	ser. <i>Baeothryon</i>	sect. <i>Trichophorum</i>	sect. <i>Baeothryon</i>	<b>Trichophorum</b>
<i>B. subcapitatum</i> (Thw.) A. & D. Löve	sg. <i>Anthelophorum</i> T	ser. <i>Anthelophorum</i> T	sect. <i>Blysmus</i>	sect. <i>Paucispicata</i> T	-



### 3.1. Scirpus L.

---

#### 1. Taxonomie

Lectotype: S. sylvaticus L. (lectotypifikatie door HITCHCOCK & GREEN 1929: 119)

Ook hier was een vroegere lectotypifikatie gebeurd (met S. lacustris L.) door BRITTON & BROWN (1913: 326), op de gekende arbitraire wijze (STAFLEU 1978: 8-9). Aangezien S. lacustris echter in een reeds eerder afgesplitst genus Schoenoplectus was opgenomen, nu ook als typesoort ervan (STAFLEU 1978: 303), kan deze eerste lectotypifikatie niet worden aanvaard, en moet de historisch meer verantwoorde keuze van S. sylvaticus worden gevolgd, zoals ook in BEETLE (1947: 481) en FARR c.s. (1979: 1583) is gebeurd.

Dit genus is bij de Cyperaceae wellicht het duidelijkste voorbeeld van de "Alluvial"-taxonomie, die vroeger zeer frequent werd bedreven, want: "Scirpus sensu lato est en effet un genre résidu, regroupant toutes les Cypéroidées ne montrant pas quelque trait morphologique spécialisé..." (RAYNAL 1973: 145); uit een nog niet exhaustieve opsomming van soorten of combinaties onder Scirpus, blijken méér dan 50 genera betrokken te zijn (BEETLE 1949: 453).

Geleidelijk werd dit genus gezuiverd van al zijn niet-verwanten. Vooral NEES (o.a. 1834a & 1842) en PALLA (1888a, 1889, 1900a & 1900b) hebben daar hard aan meegewerkt, maar hun werk dat op een relatief gering aantal morfologische en anatomische kenmerken beruiste, kon de meerderheid van de cyperologen niet overtuigen. Slechts na de recente ontdekking van een reeks gekorreleerde kenmerken uit de embryografie, fysiologie en anatomie heeft men de oude, afgesplitste genera gerevalueerd, met een soliede basis, waardoor nu in Scirpus s.s. als dusdanig maar weinig soorten meer overblijven.

Voor meer gegevens over de afgesplitste genera en hun differentiërende kenmerken t.o.v. Scirpus s.s. wordt verwezen naar o.a. Baeothryon (genus 3.5.), Blysmus (genus 9.2.), Bolboschoenus (genus 4.2.), Desmoschoenus (genus 7.4.), Eleocharis (genus 5.1.), Eleogiton (genus 7.3.), Fimbristylis (genus 6.1.), Scirpoides (genus 8.3.), Hymenochaeta (genus 4.3.), Isolepis (genus 7.2.), Nemum (genus 6.5.), Oxycaryum (genus 8.1.), Rikliella (genus 8.19c.), Schoenoplectus (genus 4.5.).

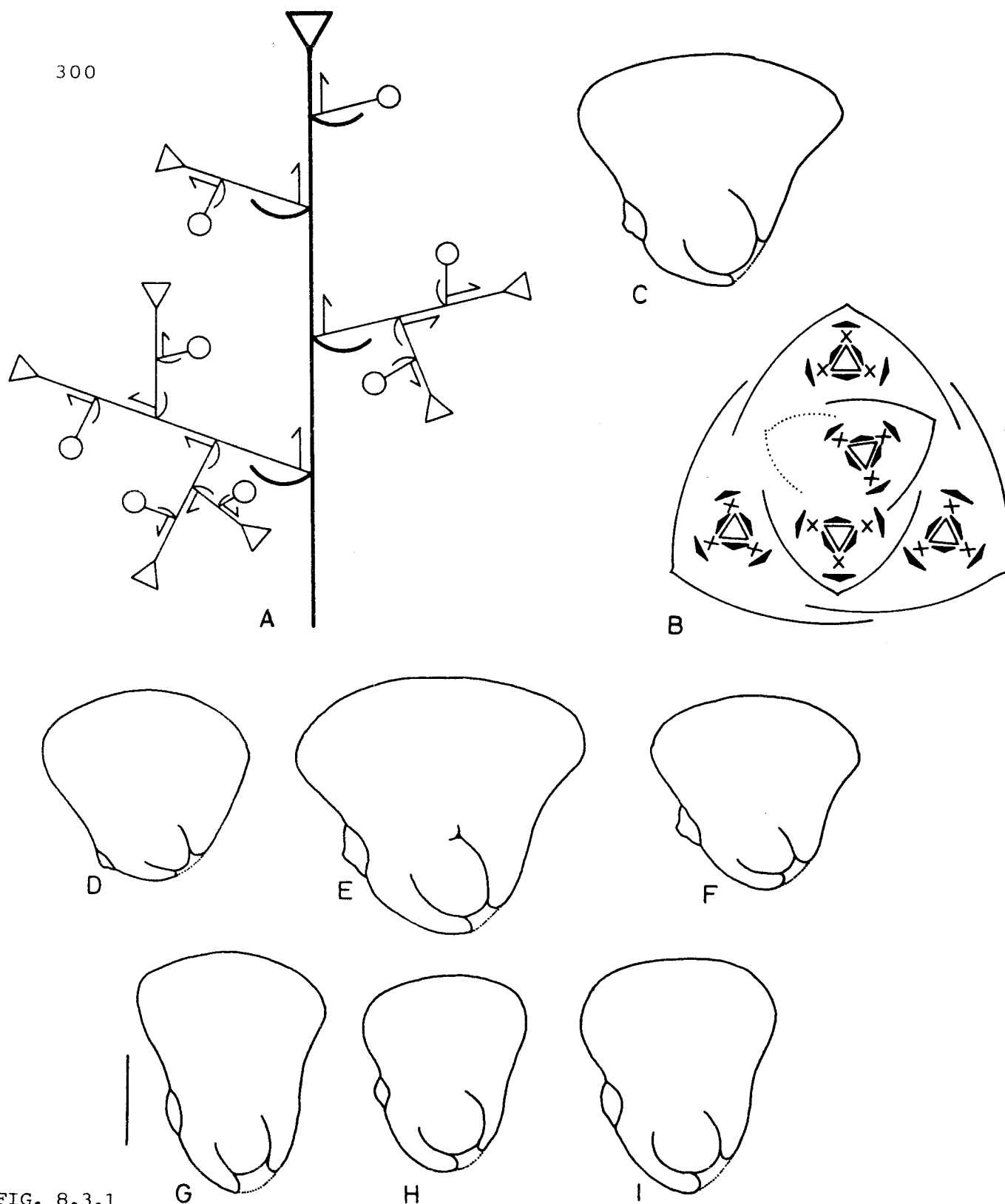


FIG. 8.3.1

*Scirpus cyperinus* Kunth -A: bloemgestel, vereenvoudigd zijzicht. -B: aartje, bovenzicht. (A-B: Bijhouwer 70, WAG).

*S. sylvaticus* L. -C: embryo, sagittaal. (C: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 34P).

*S. asper* Presl -D: embryo, sagittaal. (D: o.c.: fig. 34U).

*S. polyphyllus* Vahl -E: embryo, sagittaal. (E: o.c.: fig. 34O).

*S. atrovirens* Willd. -F: embryo, sagittaal. (F: o.c.: fig. 34N).

*S. (Trichophorum) wichurai* Böck. -G: embryo, sagittaal. (G: o.c.: fig. 34T).

*S. (Trichophorum) cyperinum* (L.) Kunth -H: embryo, sagittaal. (H: o.c.: fig. 34S).

*S. (Trichophorum) fuirenoides* Maxim. -I: embryo, sagittaal. (I: o.c.: fig. 34Q).

Momenteel is niet helemaal duidelijk welke heterogene elementen nog niet zijn opgeruimd, maar enkele van deze moeilijke gevallen zijn zeker te vinden in de ficinioïde hoek. Daar vinden we vooreerst een aantal soorten die zeker niet in Scirpus thuishoren, maar waarvoor de toewijzing naar het passende genus een probleem vormt, door de raakpunten die Ficinia, Isolepis en Scirpoides vertonen. Verder zijn daar ook nog S. ficinioides Kunth en S. falsus C.B. Clarke die beide inderdaad een uitgesproken ficinioïde habitus bezitten; het vruchtje heeft echter geen gynofoor maar wordt integendeel omgeven door 3+3 goed ontwikkelde glumellae. Voor meer details wordt verwezen naar de behandeling van deze drie vermelde genera.

Vijf genera worden hier als synoniemen opgenomen in Scirpus s.s.: Trichophorum Pers. (wegens de bijzondere problematiek afzonderlijk behandeld, genus 3.1b.), Seidlia Opiz, Nemocharis Beurling, Taphrogiton (Reichb.) Montandon, en Phylloscirpus (Döll) Börner, non C.B. Clarke. Deze laatste genera bevatten telkens Scirpus sylvaticus L. en zijn dus eenvoudig op te nemen (zie ook KOYAMA 1958: 292). Ook Scirpo-cyperus Séguier zou een synoniem zijn van Scirpus s.s. (AIRY SHAW 1973: 1047), maar enige controle lijkt hier toch aangewezen.

## 2. Algemene gegevens

### A. Bloemgestel: (FIG. 8.3.1)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een min of meer verdicht NVP; de bladachtige bracteeae hebben geen gesloten blad-schede (behalve soms de laagste), profyllen zijn overal aanwezig en goed ontwikkeld.
- De zijassen bezitten een gestrekt eerste internodium, waarboven een dicht NVP zich kan herhalen.
- De aartjes zijn opgebouwd uit een groot aantal spiralig geplaatste glumae, elk een 2sl bloemetje axillerend.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 0-3 + 0-3 glumellae, drie meeldraden en een tri- of dimeer gynoeceium.

Besluit: Scirpus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 306, fig. 34, N-P,R)  
(FIG. 8.3.1)

- De omtrek is afgerond omgekeerd driehoekig, met licht ingebogen flanken en een breed kotyl.
- Sagittaal: - b1 is goed en b2 weinig of niet ontwikkeld, schuin lateraal tot subbasaal;  
- wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, (sub)lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig tot smal ellipsvormig, schuin lateraal tot subbasaal, en staat dwars op b1.

Besluit: Fimbristylis-type, matig gedifferentieerd, met kenmerken van het Schoenus-type.

C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 572-573).
- PALLA (1889: 296-297, t. 1, fig. 3).
- PFEIFFER (1927a: 123-124).
- MONOYER (1933: 23-32, pl. 2-3).
- METCALFE (1971: 456-471, fig. 61-62, p.p.).
- OTENG-YEBOAH (1974a: 308).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- S. asper Presl: H. Buchtien s.n., 1910, Bolivië (L)  
J.L. Morrison 16829, Chili (K)
- S. atrovirens Willd.:  
S. Brisson 78-040, Canada (GENT)  
F.H. Sargent 7470, USA (GENT)
- S. radicans Schkuhr:  
E. Alvén s.n., 1938, Zweden (GENT)
- S. rubrotinctus Fernald:  
S. Brisson 76-538, Canada (GENT)
- S. sylvaticus L.:  
A. Hülphers s.n., 1900, Zweden (GENT)  
E. Violleau 2903, Frankrijk (GENT)
- S. ternatanus Miq.:  
E.D. Merrill, Philipp. Pl. 559, Filippijnen (GENT)  
C. van Steenis 9444, Sumatra (L)

### 3. Bespreking

Het type-genus van de tribus Scirpeae bezit vanzelfsprekend de belangrijkste kenmerken ervan: het in principe corymbiform of antheloïd bloemgestel, de aartjes met talrijke spiralig geplaatste glumae, de talrijke 2sl bloemetjes met in principe 3+3 goed ontwikkelde glumellae.

Zoals ook wordt aangetoond bij de omringende genera, zijn de verwantschapsrelaties niet zo eenvoudig voor te stellen, en lijken de genera nog niet zo heel ver uiteengegroeid. Dit gegeven is in overeenstemming met het wellicht relatief recent ontstaan of de trage evolutie van deze tribus uit de koudere, noordelijke gebieden; dit alles is zeer goed vergelijkbaar met de situatie in de andere "gematigde" tribus Cariceae, waar de generische grenzen eveneens vaag zijn gebleven. De relatie met Trichophorum (zoals hier omschreven) lijkt inderdaad vrij nauw, wat meer uitvoerig onder deze laatste naam wordt geargumenteed. Vooral de aanwezigheid van een groepje overgangsoorten (sectio Androcoma (Nees) Benth. p.p. = sectio Lineatus (Beetle) Oteng-Yeboah) maakt de scheiding Scirpus-Trichophorum moeilijk vol te houden.



### 3.1b. Trichophorum Pers.

---

#### 1. Taxonomie

Lectotype: T. cyperinum (L.) Pers. (KOYAMA 1958: 291). Hiervoor wordt ook verwezen naar de gedetailleerde bespreking bij Baeothryon, waar de huidige problemen worden uiteengezet. De betwisting speelt zich af rond de typifiekatie van Trichophorum, en lijkt nu te zijn beslecht in het voordeel van de impliciete Amerikaanse keuze, d.w.z. Trichophorum Pers. met als typesoort T. cyperinum (L.) Pers., een mening die hier wordt bijgetreden.

Trichophorum zoals hier omschreven, wordt meestal bij Scirpus ingesloten als sectio Trichophorum (Pers.) Darl., zelden als een apart, maar nauw verwant genus onderscheiden (RAYNAL 1973: pl. 8). Binnen Trichophorum worden soms twee genera onderscheiden (vaak op lager niveau), Trichophorum s.s. en Androcama Nees, met resp. 6 lange, gekroesde en aan de top ruwe of 6 of minder dan 6 korte, gereduceerde, gladde glumellae (bvb. KOYAMA 1958: 291). Dit laatste is enigszins merkwaardig, vermits NEES (1840: 396-397) in zijn beschrijving zeer expliciet stelt dat in Androcama de blijvende filamenta verlengen en gekroesd raken; voeg daarbij de vindplaats van het materiaal ("Bonaria"), dan heeft men reden om eerder aan Androtrichum te denken. Een studie van het typespecimen van Androcama speciosa Nees kan hier de oplossing bieden. Door diverse auteurs (o.a. KOYAMA l.c.) wordt deze soort als synoniem van Scirpus giganteus Kunth beschouwd, en als zodanig in zijn series Androcama (Nees) Koyama opgenomen.

#### 2. Algemene gegevens

##### A. Bloemgestel:

- Hoofd- en zijassen zijn vertakt volgens een vrij dicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn alle goed ontwikkeld. Het eerste internodium van de zijassen is meestal gestrekt, waardoor het bloemgestel corymbiform is of zelfs de anthelavorm kan aannemen.

3.1b. *Trichophorum*

- De aartjes zijn opgebouwd uit een aantal spiralig geplaatste glumae, elk een 2sl bloemetje axillierend.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 lange, gekroesde, naar de top ruwe glumellae (*Trichophorum* s.s.), of 3+3 korte, gladde, vaak gereduceerde glumellae (*Androcoma*), verder 3 meeldraden en een trimeer gynoeceum.

Besluit: Scirpus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 307, fig. 34 Q,S-V, sub Scirpus sectio Trichophorum) (FIG. 8.3.1)

- De omtrek is obovaal tot omgekeerd driehoekig, met afgerond kotyl en ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 niet, schuin lateraal tot subbasaal gericht;  
- wk is goed (*Trichophorum*) tot matig (*Androcoma*) ontwikkeld, half ingezonken, (sub)lateraal (*Trichophorum*) tot schuin lateraal (*Androcoma*).
- Frontaal: - ks is smal ellipsvormig (*Trichophorum*) tot ellipsvormig (*Androcoma*), schuin lateraal tot subbasaal, dwars op b1.

Besluit: Fimbristylis-type, matig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PALLA (1889: 296-297, sub Scirpus).
- MONOYER (1933: 90-91, pl. 19, sub Scirpus giganteus Kunth).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Scirpus atrocinctus Fernald:  
S. Brisson 76-498, Canada (GENT)
- S. cyperinus (L.) Kunth: J. Bijhouwer 70, USA (WAG)
- S. fuirenoides Maxim.:  
Maximowicz s.n., 1862, Japan (BR)
- S. pedicellatus Fernald:  
Pl. Exsicc. Gray. 441, USA (L)
- S. wichurai Böck.: Bünne Meyer 10510, Sumatra (L)  
Gall 101, Sumatra (L)



### 3. Bespreking

Een bloemgestel van het Scirpus-type, een embryo van het Fimbristylis-type, een eucyperoïde anatomie, dit alles wijst zonder problemen naar de tribus Scirpeae.

Problemen duiken pas op wanneer gepoogd wordt om Trichophorum van Scirpus s.s. te onderscheiden. KOYAMA (1958: 291-293) en BEETLE (1944: 262) houden het verschil m.i. korrekt op sectio-niveau; terwijl KOYAMA (l.c.) wellicht foutief Androcoma in Trichophorum opnam (cf. bloeimorfologische en embryografische verschillen!), heeft BEETLE beide afzonderlijk gehouden, waardoor een grotere homogeniteit van de sectiones is bereikt.

Van een onderscheid met Scirpus s.s. op genusniveau kan m.i. geen sprake zijn, want noch embryografisch (VAN DER VEKEN l.c.), noch anatomisch (PALLA l.c.), noch parasitologisch (SAVILLE 1972: 2594-2595) valt enig belangrijk verschil te noteren. Ook het bloemgestel en de vruchtwandversiering (SCHUYLER 1971a: 32) zijn zeer gelijkend, alleen zijn de glumellae vaak een flink stuk langer en opvallend gekroesd, wat bij Scirpus s.s. slechts zelden het geval is. Deze lange, gekroesde glumellae verklaren ook de engelstalige benaming "woolgrasses" (FERNALD 1899 & 1900).

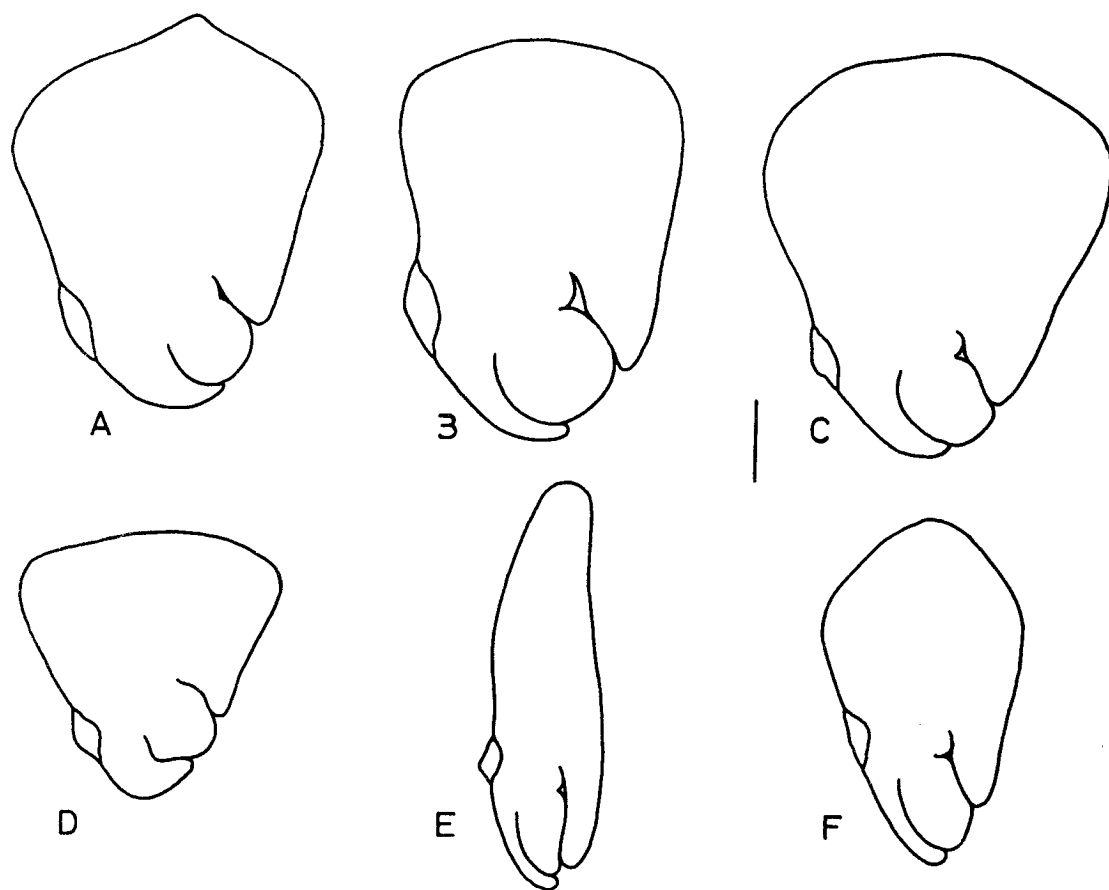


FIG. 8.3.2

Eriophorum spissum Fernald -A: embryo, sagittaal. (A: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 38G).

E. scheuchzeri Hoppe -B: embryo, sagittaal. (B: o.c.: fig. 38D).

E. (Eriophoropsis) virginicum L. -C: embryo, sagittaal. (C: o.c.: fig. 38B).

E. japonicum Maxim. -D: embryo, sagittaal. (D: o.c.: fig. 38F).

E. (Erioscirpus) comosum Wall. -E: embryo, sagittaal. (E: o.c.: fig. 38C).

E. (Erioscirpus) microstachyum Böck. -F: embryo, sagittaal. (F: o.c.: fig. 38E).

### 3.2. Eriophorum L.

---

#### 1. Taxonomie

Lectotype: E. vaginatum L. (BRITTON & BROWN 1913: 322).

Zeer "stichtend" zijn hier de volgende woorden (die mutatis mutandis op een behoorlijk aantal andere Cyperaceae-genera kunnen worden toegepast): "Was den systematischen Umfang der heutigen Gattung Eriophorum anbelangt, so gilt für sie dasselbe, was für Scirpus, Cyperus und noch manche andere monströse Gattungen der Cyperaceen anzuführen ist: sie stellt alles eher dar als eine natürliche Gruppe" (PALLA 1896: 145).

Inderdaad werden soorten van diverse origines samengebracht in een morfogenus, en daar heeft PALLA (1896: 145-148) zeer helder op gewezen. Binnen dit Eriophorum s.l. kan hij twee groepen onderscheiden, vooreerst een aantal soorten met niet meer dan 6 enkelvoudige glumellae (= Baeothryon, Scirpus, Trichophorum), en een groep soorten met een groot aantal lange haren rond het vruchtje (Eriophorum, Eriophoropsis, Erioscirpus).

Behalve de zeer verschillende voorgestelde indelingen voor deze soorten in genera (tabel 8.3.2), is ook de infragenerische behandeling van Eriophorum s.s. vrij uiteenlopend gebeurd (o.a. PALLA 1896; CLARKE 1908a; FERNALD 1905a+b; RAYMOND 1954; KOYAMA 1958; OTENG-YEBOAH 1974b). Dit is te verklaren vooral door de onenigheid omtrent de parallelle evolutionaire of semofyletische reeksen die door de diverse auteurs op verschillende manieren worden gerekonstrueerd. Een holistische benadering is ook hier nog niet doorgevoerd, hoewel reeds veel van het benodigde materiaal is verzameld.

Uit tabel 8.3.3 A+B blijkt dat een aantal soorten die zich ooit wel eens in Eriophorum bevonden, nu tot andere genera worden gerekend; voor meer gegevens wordt bijgevolg verwezen naar Scirpus, Baeothryon, Eriophoropsis, Erioscirpus.

Een oudere naam, Plumaria Heist. ex Fabr., is (was) voor dit genus beschikbaar, maar is verworpen t.v.v. een jonger homonym uit de algologie, Plumaria Schmitz (VOSS 1983: 276).

## 2. Algemene gegevens

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.3.2)(\*A)

- De hoofdas is ofwel niet vertakt en draagt 1 terminaal aartje, of is eerstegraads vertakt met bracteae zonder gesloten bladschede, goed ontwikkelde profyllen, en anthela-achtig bloemgestel; zelden is het bloemgestel verder vertakt (PALLA 1896: 156).
- Een aartje is opgebouwd uit een wisselend aantal spiraalig geplaatste glumae, elk met een 2sl bloemetje in hun oksel.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit een groot (meer dan 10) aantal lange, gladde glumellae, 3 meeldraden en een tri-meer gynoecium.

Besluit: Scirpus-type, gereduceerd.

## B. Embryo: (DIDRICHSEN 1894: 2, fig. 2; VAN DER VEKEN 1965: 320-323, fig. 38, D-G; JUGUET 1969: 142, fig. 43 &amp; 1972: 558) (FIG. 8.3.2)

- De omtrek is min of meer obovaat of obtrullaat tot omgekeerd driehoekig, het kotyl is soms wat umbonaat, de flanken zijn soms wat ingebogen.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 matig tot weinig, schuin lateraal tot subbasaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, half tot quasi volledig ingezonken, lateraal tot schuin lateraal gelegen.
- Frontaal: - ks is ellipsvormig, schuin lateraal tot subbasaal voor b1 gelegen, dwars op b1.

Besluit: overgangsvorm tussen Fimbristylis- en Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 570-572).
- PFEIFFER (1927a: 125-126).
- METCALFE (1971: 254-261, fig. 3 p.p., 34 p.p.).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- E. angustifolium Honck.:
  - J. Jallu 9055, Frankrijk (GENT)
  - H. Stieperaere 2998, Wales (GENT)
  - P. Van der Veken 6044, Frankrijk (GENT)
- E. brachyantherum T. Mey.:
  - J.I. Liro s.n., 1934, Finland (GENT)
- E. gracile Roth:
  - P. Van der Veken 6223, Frankrijk (GENT)
  - E. Violleau 2926, ibid. (GENT)
- E. japonicum Maxim.: E. Faurie 13569, Japan (K)
- E. latifolium Hoppe:
  - H. Stieperaere 3857, Spanje (GENT)
  - E. Violleau 2927, Frankrijk (GENT)
  - E. Violleau 2928, ibid. (GENT)
- E. scheuchzeri Hoppe:
  - P. Van der Veken 11542, Zwitserland (GENT)
  - L. Vanhecke 4162, Finland (GENT)
- E. vaginatum L.: A. Nordström 66-815, Finland (GENT)
  - L. Vanhecke 3989, Finland (GENT)
- E. viridecarinatum (Engelm.) Fernald:
  - F.W. Johnson s.n., 1925, USA (BR)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

PALLA (1896: 145, 151) stelde bij de oprichting van Erioscirpus en Eriophoropsis dat slechts soorten met talrijke en gladde glumellae in Eriophorum s.s. thuishoorden; soorten met 3+3 of ruwe glumellae werden bijgevolg naar andere of nieuwe genera overgeplaatst. Desondanks is ook een soort als E. japonicum Michx. met 3+3 bovenaan ruwe glumellae (KOYAMA 1958: 350-351) in zijn Eriophorum s.s. opgenomen, weliswaar in een subgenus Scirp-Eriophorum, een duidelijke alluderende naam!

- Ook in dit genus lijkt de textuur en de versiering van de vruchtwand interessante gegevens te kunnen leveren bij het vaststellen van de verwantschapsrelaties tussen de soorten en genera onderling, maar verder dan een zeer voorlopige studie hieromtrent ben ik niet geraakt.

## B. Embryo:

- De bevinding van JUGUET (1972: 557-559, pl. 7, 565), dat E. vaginatum L. in vergelijking met Schoenus, Bolboschoenus, Kobresia en Carex het meest primitieve type zou voorstellen, klopt met de relatieve positie die hier aan dit genus wordt toegekend, nl. in de primitieve tribus Scirpeae, als een met Scirpus s.s. zelf nauw verwant genus.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PALLA (1896: 151) splitst zijn twee nieuwe genera af uit Eriophorum s.l. op grond van anatomische kenmerken alleen. Dit is merkwaardig, aangezien zowel RAYMOND (1954: 76-77) als OTENG-YEBOAH (1974b: 312) slechts makromorfologische en goed waarneembare verschillen gebruiken.

## 4. Bespreking

Vooreerst kunnen we stellen dat Eriophorum zonder al te veel twijfel in de Scirpeae kan worden ondergebracht, omwille van:

- de aartjes met talrijke spiralig geplaatste glumae,
- de 2sl bloemetjes, voorzien van glumellae,
- het embryo van het Fimbristylis-type,
- de eucyperoïde anatomie.

Binnen deze tribus zijn de affiniteiten met Scirpus s.s. vrij duidelijk vast te stellen, o.a. door het voorkomen van een overgangsoort, E. japonicum Maxim., het zeer sterk gelijkend embryo, en het principieel gelijkende, maar verarmde bloemgestel. Waardoor Eriophorum zich dan toch laat afscheiden van Scirpus ligt o.a. in de afwijkende stengelanatomie (de substomatale holten afgeboord met eenzijdig verdikte cellen), de bijzondere bladmorphologie (bovenste of alle bladeren gereduceerd tot hun bladschede, vaak wat opgeblazen), de lage vertakkingsgraad van het bloemgestel, de opmerkelijke (taai leerachtige) textuur van gluma en vruchtwand, en de zeer sterk ontwikkelde, talrijke glumellae.

De opsplitsing door OTENG-YEBOAH (1974b: 312) in drie subgenerische taxa Eriophorum, Eriophoropsis en Japonicus lijkt gerechtvaardigd, hoewel Eriophoropsis volgens bepaalde auteurs wel een status als genus kan verdienen en hier dus afzonderlijk wordt behandeld. Het subgenus Japonicus Maxim. met als enige soort E. japonicum Maxim. is goed van de andere soorten te onderscheiden door de 3+3 lange glumellae, die geplooid binnen de glumae blijven verborgen - waardoor deze soort een overgang naar Scirpus vormt, waar ook de vruchtwandmorphologie (SCHUYLER 1971a: 34 & 1971b: 577) naartoe wijst - maar verder zijn nog een aantal minder direkt waarneembare verschillen gekend (PALLA 1896: 156). Ondanks zijn duidelijk criterium voor Eriophorum: "...solche (Arten), bei denen diese Gebilde in grosser Zahl auftreten..." (PALLA 1896: 145) brengt PALLA deze soort zonder enige twijfel in Eriophorum!

Binnen subgenus Eriophorum worden verder twee sectiones onderscheiden, sectio Eriophorum met 1 terminaal aartje, zonder van de glumae te onderscheiden bractea, en sectio Phyllanthela met een bloemgestel opgebouwd uit verschillende aartjes en bladachtige bracteae. Ook RAYMOND (1954: 76-77) had voordien reeds deze indeling aangenomen, en ze lijkt dus goed verdedigbaar.





### 3.2b. Eriophoropsis Palla

---

#### 1. Taxonomie

Type: E. virginica (L.) Palla

Dit genus omvat slechts één soort, E. virginica (L.) Palla, die door deze auteur uit Eriophorum s.s. werd afgesplitst op grond van enige anatomische verschillen, en dit ondanks de sterk gelijkende habitus, en alhoewel hijzelf toegaf dat ze vrij dicht bij Eriophorum staat! Later, bij RAYMOND (1954: 77) en OTENG-YEBOAH (1974b: 312) komt deze zelfde soort in een subgenus onder Eriophorum terecht, en merkwaardigerwijze worden in hun resp. sleutels geen anatomische, maar wel exclusief morfologische verschillen vermeld. Ook KOYAMA (1958: 294-295) houdt deze soort in een afzonderlijk (lager) taxon, een series Eriophoropsis van sectio Lachnophorum in een Scirpus sensu latissimo: hij beschrijft deze soort, samen met Erioscirpus comosus (Wall.) Palla als een Eriophorum-lijkend produkt van parallelle evolutie uit Scirpus via Trichophorum (tabel 8.3.2).

Deze laatste hypothese mist evenwel duidelijke bewijzen, en bestaat eigenlijk slechts uit holle beschouwingen die op weinig meer dan oppervlakkige gelijkenissen berusten, en de holosystematische toets nog moeten doorstaan. Hiermee wil ik niet de mogelijkheid van parallelle evolutie in deze groep ontkennen, maar slechts stellen dat we nu nog over te weinig gegevens beschikken om vérgaande konklusies te formuleren. In dit verband is het te betreuren dat een hoop anatomische informatie achter een formeel-nomenklatorische publikatie verborgen blijft (OTENG-YEBOAH 1974b).

#### 2. Gegevens per soort

##### 1) Eriophoropsis virginica (L.) Palla

###### A. Bloemgestel: (\*A)

- De hoofdas is vertakt volgens een min of meer verdicht NVP, de bracteae hebben een korte gesloten bladschede, profyllen zijn aanwezig.

- Elke zijas draagt een enkel aartje, en deze aartjes staan dicht opeen.
- Een aartje is opgebouwd uit een aantal spiralig geplaatste glumae, elk een 2sl bloemetje axillerend.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit een groot aantal (ca. 10) zeer lange glumellae, die 1 meeldraad en een trimeer gynoecium omringen.

Besluit: Scirpus-type, verarmd en gedrongen.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 322, fig. 38B) (FIG. 8.3.2)

- De omtrek is obovaal met ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 matig tot weinig, schuin lateraal tot subbasaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, schuin lateraal tot sublateraal.
- Frontaal: - ks is obovaal, subbasaal onder b1 waarneembaar, dwars op b1.

Besluit: Fimbristylis-type, met trekjes van het Schoenus-type.

C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 571, sub Eriophorum virgineum L.).
- PALLA (1896: 150-151).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- H. Babcock s.n., s.d., USA (GENT)
- P.A. Puissant s.n., 1874, USA (BR)

### 3. Bespreking

De (nauwe) verwantschap met Eriophorum is door geen enkele auteur in vraag gesteld, ook niet door de oprichter van het nieuwe genus (PALLA 1896: 150).

Als differentiërende punten zijn aangehaald:

- 1) een sterkere ontwikkeling van het floëem t.o.v. het xyleem in de grote stengelvaatbundels, en
- 2) de dicht aaneensluitende, gelijkmatig verdikte en gestrekte cellen die de substomatale ruimten omsluiten (PALLA 1896: 150-151);
- 3) de ene meeldraad,
- 4) het bezit van enkele nooit knikkende aartjes, en
- 5) de 3-nervige glumae (RAYMOND 1954: 76-77);
- 6) een groene bovenste bladschede met een relatief goed ontwikkelde lamina, en
- 7) bruinige glumae met fijn gezaagde randen (OTENG-YEBOAH 1974b: 312).

Vermits het embryo niet afwijkend is van wat in Eriophorum s.s. is aangetroffen, en geen van de boven vermelde verschillen echt zwaarwegend is, lijkt me de insluiting binnen Eriophorum verantwoord, zij het dan eventueel op sectio-niveau. Interessant is ook de vermelding door SAVILE (1979: 481) dat deze soort door precies dezelfde roestzwammen wordt geparasiteerd als Eriophorum zelf.



### 3.2c. Erioscirpus Palla

---

#### 1. Taxonomie

Lectotype: E. microstachyus (Böck.) Palla (OTENG-YEBOAH 1974b: 314).

Net zoals Eriophoropsis werd ook dit genus opgericht door PALLA (1896: 148-150) n.a.v. een studie van Eriophorum s.l., met de bedoeling om dit laatste genus te zuiveren van vreemde elementen.

PALLA (l.c.) beschouwde Erioscirpus (met als soorten E. comosus (Wall.) Palla en E. microstachyus (Böck.) Palla) als een evolutieprodukt uit bepaalde Aziatische Scirpus s.l.-soorten, gelijkend op de verhouding Scirpus s.s. tot Eriophorum, maar met geen van beide nauw verwant, d.w.z. ontstaan door parallelle evolutie. Een bijna identieke hypothese wordt verdedigd door KOYAMA (1958: 294-295), maar dan onder de naam Scirpus sectio Lachnophorum en inclusief Eriophoropsis dat echter duidelijk daar niet thuishoort. RAYMOND (1957: 146-147) plaatst de twee vermelde soorten plus een derde in Eriophorum als een subgenus Erioscirpus, waarmee hij blijkbaar de mogelijkheid van een evolutie uit Scirpus, parallel met die van Eriophorum verworpt, dit alles zonder argumentatie...

Tenslotte heeft recent ook OTENG-YEBOAH (1974b: 314) dit genus kort besproken, maar zonder aanduiding van verwanten of relaties met andere genera binnen de Scirpeae; de twee door PALLA (l.c.) vermelde soorten worden elk in een eigen subgenus binnen Erioscirpus ondergebracht, op grond van kenmerken die PALLA (l.c.) reeds had aangehaald om beide (niet bijzonder gelijkende) soorten uiteen te houden.

#### 2. Beschrijving per soort

##### 1) Erioscirpus comosus (Wall.) Palla

A. Bloemgestel: (CLARKE 1909: t. 57)

- De hoofdas vertakt volgens een verdicht NVP; de bracteae hebben een korte gesloten bladschede, de profyllen zijn wellicht alle aanwezig.

- De zijassen herhalen het patroon van de hoofdas, maar hun eerste internodium is sterk gestrekt, waardoor een samengestelde anthela ontstaat.
- Een aartje is opgebouwd uit een 10-tal spiralig geplaatste glumae, die elk een 2sl bloemetje axilleren.
- Een bloemetje bestaat uit een groot aantal bij rijpheid verlengde glumellae, 3 meeldraden en een trimeer gynoeceum zonder gedifferentieerde of blijvende stijlbasis.

Besluit: Scirpus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 322-323, fig. 38C)  
(FIG. 8.3.2)

- De omtrek is smal spoelvormig, met lichtjes naar achter gebogen kotyl.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 weinig, basaal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, lateraal.
- Frontaal: - ks is smal ellipsvormig, subbasaal waarneembaar door de asymmetrische uitgroei van het koleoptiel, en staat dwars op b1.

Besluit: Fimbristylis-type, met lang, smal kotyl.

C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 571, sub Eriophorum).
- PALLA (1896: 149-150, 151).
- PFEIFFER (1927a: 125-126, sub Eriophorum).
- SHARMA (1974).

Besluit: eucyperoide anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- N.N. Sem s.n., 1953, India (BR)

2) Erioscirpus microstachyus (Böck.) Palla

## A. Bloemgestel: (CLARKE 1909: t. 57)

- Zoals bij de vorige soort, maar:
- Het bloemgestel is bijzonder verarmd, en herleid tot slechts enkele aartjes in een enkelvoudige anthela die soms hoofdjesachtig is samengetrokken.
- Een aartje is meestal groter en bezit meer glumae.

Besluit: Scirpus-type, verarmd.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 322-333, fig. 38E)  
(FIG. 8.3.2)

- De omtrek is obtrullaat, met afgeronde hoeken.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 matig, subbasaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, sublateraal.
- Frontaal: - ks is smal ellipsvormig, subbasaal waarneembaar door de asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, en staat dwars op b1.

Besluit: Fimbristylis-type, goed ontwikkeld.

## C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 570, sub Eriophorum).
- PALLA (1896: 149-150, 151).
- PFEIFFER (1927a: 125-126, sub Eriophorum).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Gamble 23471, India (K)
- Griffith 6282, India (K)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Beide soorten zouden volgens PALLA (1896: 149) glumellae bezitten waarvan de bovenste helft met min of meer kransstandige teruggekromde papillen is bezet, dit in tegenstelling tot de situatie bij Eriophorum, waar slechts zelden papillen, laat staan kransstandige of teruggekromde worden gevonden.

## B. Embryo: —

## C. Vegetatieve anatomie:

- Als belangrijk anatomisch verschil vermeldt PALLA (l.c.) het ontbreken van de anders bij Cyperaceae zo kenmerkende intercellulaire ruimten, maar ook het centrale luchtkanaal is hier niet aanwezig. Dit is hier blijkbaar voor PALLA voldoende om een generisch onderscheid te verrechtvaardigen. Anderzijds moet toch gewezen worden op het feit dat eenzelfde verschil was gekonstateerd bij Scirpus lineatus Michx., nl. de ontbrekende intercellulaire ruimten, waardoor deze soort ook "iets" afweek van de andere Scirpus-soorten, maar door PALLA (1896: 148) toch daarin wordt behouden...



## 4. Bespreking

Uit de verzamelde gegevens komt naar voor dat voor Erioscirpus een plaats in de Scirpeae moet worden gezocht: aartjes met spiralige glumae, elke gluma met een 2sl bloemetje, elk bloemetje met een groot aantal glumellae, een eucyperoïde anatomie, een embryo van het Fimbristylis-type.

Door het bezit van lange, rechte, witte glumellae zijn ze vaak in Eriophorum ondergebracht, en pas met de anatomische studie van PALLA (1896) is daar ernstige twijfel over ontstaan. Men raakte ervan overtuigd dat het verschijnsel van parallelle evolutie hier had gespeeld, en Erioscirpus werd erkend als een apart genus, wat verwijderd van Eriophorum, en ontstaan uit Scirpus s.s. op een lijn waarop ook Trichophorum zou liggen.

Voor deze -zij het aannemelijke- hypothese zijn en worden echter weinig harde bewijzen aangehaald, de verwantschap met Eriophorum kan alleen worden ontkend of tenminste als onwaarschijnlijk worden aangetoond (ruwe glumellae, lichtjes afwijkend embryo, afwijkende stengelanatomie,...). Misschien kunnen de vruchtwandmorfologie en nog andere te bestuderen kenmerken de sleutel leveren om in deze intrigerende groep meer klaarheid te brengen. Ondertussen moeten zeker méér gegevens worden aangebracht en moeten alle (kritische) soorten in kwestie worden bestudeerd. De pogingen van SCHUYLER (1971a & 1971b) om a.h.v. oppervlaktestructuren van de vruchtwand een oplossing te brengen, zijn interessant in zoverre dat ze nieuwe gegevens opleveren (en de affiniteiten met Eriophorum niet ontkennen!), maar de steekproef is te beperkt gebleven, de variabiliteit binnen de soorten komt niet aan bod, en korrelaties met andere kenmerken worden niet gezocht. Op nog één verschil met Eriophorum s.s. moet worden gewezen, nl. de aanwezigheid van ruwe kegeltjes op de antherae (glad bij Eriophorum) (CLARKE 1909: t. 57); eenzelfde verschil is bekend van bij twee recent onderscheiden genera, Blysmus en Blysmopsis (OTENG-YEBOAH 1977b: fig. 2).

Op de vraag naar de homogeniteit van dit taxon kan nog minder met zekerheid worden gesteld, maar de poging van OTENG-YEBOAH (1974b: 314) om twee subgenera te onderscheiden kan als een eerste goede stap worden gezien, want beide vermelde soorten verschillen op nog heel wat punten van elkaar, zo ook door hun embryo. Zolang de gehele Eriophorum-groep niet grondig is opgeruimd, lijkt het me weinig zinvol en bij gebrek aan harde bewijzen ook niet verantwoord om deze soorten uit Eriophorum af te splitsen.



### 3.3. Sumatrosclirpus Oteng-Yeboah

---

#### 1. Taxonomie

Type: S. junghuhnii (Miq.) Oteng-Yeboah.

Ook voor deze in Scirpus s.l. moeilijk te plaatsen soort heeft OTENG-YEBOAH (1974a: 307-308) een monotypisch genus opgericht en genoemd naar de vindplaatsen, alle op Sumatra.

KÜKENTHAL (1940c: 301-303) plaatste deze soort in de omgeving van Bolboschoenus (sub Scirpus maritimus L.), zonder enige argumentatie. KERN (1974: 501) is echter van mening dat het wellicht om een afzonderlijke sectie binnen Scirpus gaat, maar zonder mogelijke verwanten aan te duiden. Aangezien nu de meerderheid van KERN's secties binnen Scirpus in de huidige cyperologie op genusniveau worden gezet, kan dit eigenlijk een impliciete bevestiging van OTENG-YEBOAH's handeling betekenen.

#### 2. Gegevens per soort

##### 1) Sumatrosclirpus junghuhnii (Miq.) Oteng-Yeboah

A. Bloemgestel: (KERN 1974: 500-501, fig. 21)

- De hoofdas is vertakt volgens een open NVP; de laagste bracteae bezitten een gesloten bladschede, de hogere niet meer en deze staan ook veel dichter opeen.
- De zijassen herhalen het patroon van het hoofdasuiteinde; hun eerste internodium is zo gestrekt, dat elk deelbloemgestel een corymoïd tot antheloïd uitzicht krijgt.
- Een aartje is opgebouwd uit 8-10 spiralig geplaatste glumae, elk met een 2sl bloemetje.

- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 dunne, lange glumellae, 3+0 meeldraden (die sterk verlengen na de bloei!), en een di- of trimeer gynoeceum (varieert binnen een enkel aartje!).

Besluit: Scirpus-type.

B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie:

- OTENG-YEBOAH (1974: 307).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- C.G.G.J. van Steenis 8484, Sumatra (L)
- C.G.G.J. van Steenis 9084, ibid. (L)
- C.G.G.J. van Steenis 9671, ibid. (L)

### 3. Bespreking

Door het bloemgesteltype komt deze soort ontegensprekelijk dicht bij Scirpus s.s. De anatomische verschillen anderszijds met bvb. S. sylvaticus L. zijn duidelijk (OTENG-YEBOAH 1974a: 308), en lijken de stelling als afzonderlijk genus te steunen. Door het voorlopig nog ontbreken van embryografische gegevens kan dit echter niet worden bevestigd. Merkwaardig tenslotte zijn de meeldraden die na de bloei verlengen!

### 3.4. Phylloscirpus C.B. Clarke

---

#### 1. Taxonomie

Type: P. andesinus C.B. Clarke.

Voor dit genus zou men de naam "kleine onbekende" kunnen gebruiken, want sinds de oprichting, posthuum door CLARKE (1908a: 44-45) is niet veel aandacht meer geschonken aan deze planten.

Oorspronkelijk monotypisch, lijkt het erop dat toch nog enkele andere soorten hierbij zijn in te passen, nl. die uit Scirpus sectio Monocephales (BEETLE 1944: 263; VAN DER VEKEN 1965: 304-306), en wellicht eveneens het recent opgerichte genus Amphiscirpus (OTENG-YEBOAH 1974a: 308).

CLARKE (l.c.) zelf bracht Phylloscirpus in verband met Carpha, waar het m.i. niets mee te maken heeft. VAN DER VEKEN (1965: 304-306) bespreekt de vermeende affiniteiten met Scirpus sectio Micranthi en Schoenoplectus, maar kon deze slechts ontkennen; alternatieven worden niet voorgesteld, alleen blijkt de originaliteit van deze soorten in embryografisch opzicht. Voor Amphiscirpus nevadensis (Watson) Oteng-Yeboah bespreekt OTENG-YEBOAH (1974a: 308) gelijkenissen met Schoenoplectus, Phylloscirpus en Ficinia, maar t.o.v. elk van deze genera lijken toch voldoende verschillen voorhanden om z.i. de oprichting van een afzonderlijk genus te rechtvaardigen. Omwille van de onvoldoende kennis van het gehele complex lijkt me deze laatste aktie onverantwoord. Zoals uit de bespreking zal blijken zijn daarentegen veel argumenten aanwezig om de vermelde taxa in één genus te verenigen, met als prioritaire naam Phylloscirpus.

#### 2. Gegevens per soort

1) Phylloscirpus acaulis (Phil.) Goetgh., comb. nov. provis.

A. Bloemgestel: (FIG. 8.3.3)

- De hoofdas vertakt volgens een dicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn meestal goed ontwikkeld.

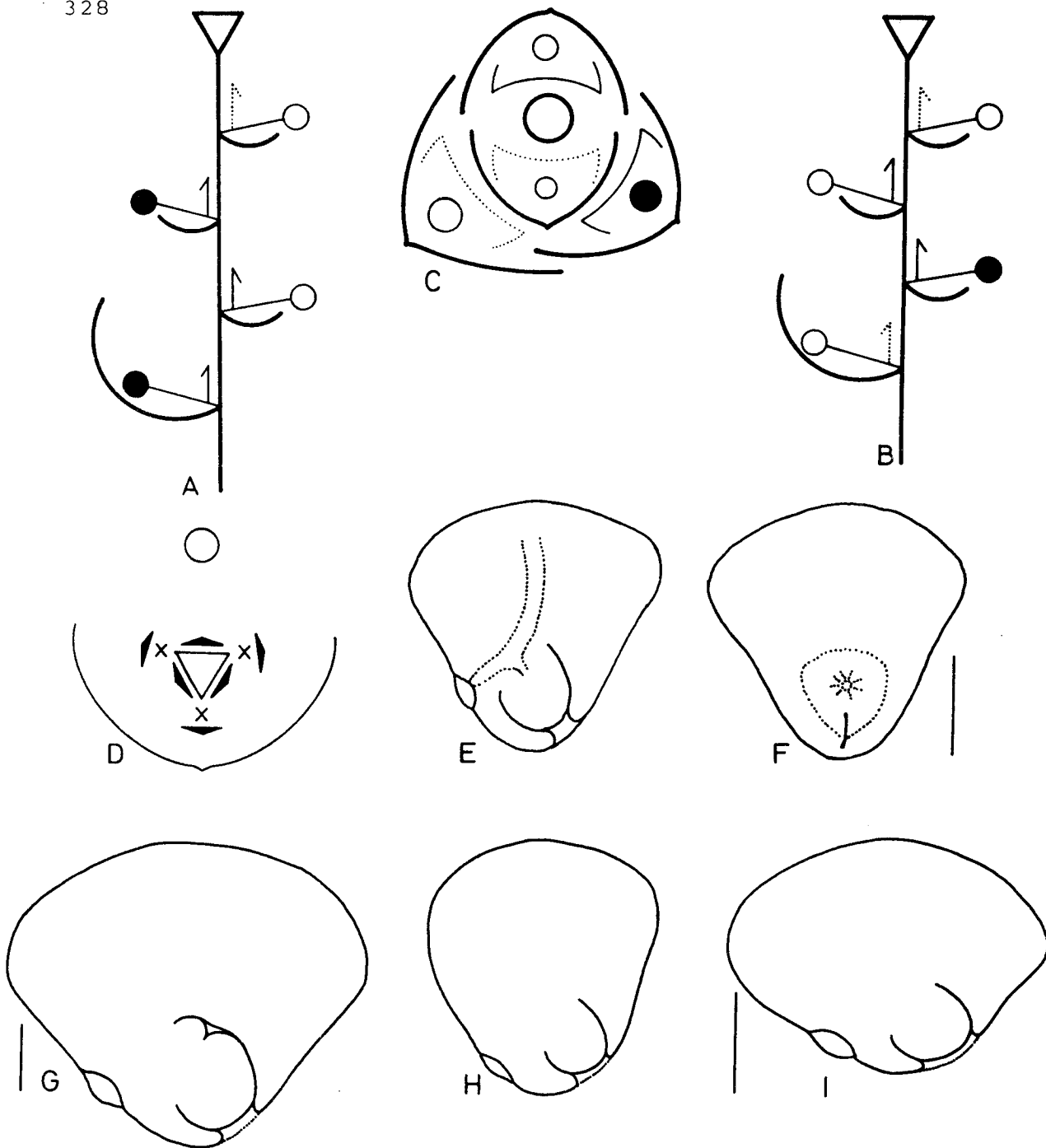


FIG. 8.3.3

*Phylloscirpus acaulis* (Phil.) Goetgh., comb. nov. provis. -A,B: bloemgestellen, zijzicht. -C: bloemgestel, bovenzicht. -D: bloemetje, bovenzicht. -E: embryo, sagittaal. -F: id., frontaal. (A-F: Eyerdam, Beetle & Grondona 24303, K).

*Ph. nevadensis* (Watson) Goetgh., comb. nov. provis. -G: embryo, sagittaal. (G: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 34M).

*Ph. semisubterraneus* (Böck.) Goetgh., comb. nov. provis. -H: embryo, sagittaal. (H: o.c.: fig. 34K).

*Ph. macrolepis* (Phil.) Goetgh., comb. nov. provis. -I: embryo, sagittaal. (I: o.c.: fig. 34L).

- De zijassen zijn niet vertakt en dragen elk een aartje.
- Een aartje is opgebouwd uit een groot aantal spiralig geplaatste glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 lange, retrors ruwe glumellae, 3+0 meeldraden en een trimeer gynoecium met een duidelijk ontwikkelde bek, zonder blijvende stijlba-sis.

Besluit: Scirpus-type, verarmd en verdicht.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 304-306, fig. 34J, sub Scirpus deserticola Phil.) (FIG. 8.3.3)

- De omtrek is ovaal, met licht ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 niet, schuin lateraal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, schuin lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, schuin lateraal onder b1, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, vrij goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 135-136).
- METCALFE (1971: 405-406).

Besluit: (wellicht) eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Eyerdam, Beetle & Grondona 24303, Argentinië (K)
- L. Hauman s.n., 1908, ibid. (BR)

2) Phylloscirpus macrolepis (Phil.) Goetgh., comb. nov. provis.

A. Bloemgestel:

- Zoals bij Ph. acaulis.

Besluit: Scirpus-type, verarmd en verdicht.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 304, fig. 34L) (FIG. 8.3.3)

- Zoals bij Ph. acaulis, maar met tolvormige omtrek, d.w.z. met afgevlakt kotyl.

Besluit: Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie: geen gegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- Castellanos 16108, Argentinië (P)

3) Phylloscirpus nevadensis (Watson) Goetgh., comb. nov. provis.

A. Bloemgestel: (\*A)

- Zoals bij Ph. acaulis, maar de laagste bractea staat min of meer in het verlengde van de stengel; de 3-6 glumellae zijn meestal veel korter dan het vruchtje; het gynoecium is dimeer, dorsiventraal samengedrukt; het vruchtje is groter en breder dan bij de vorige soorten.

Besluit: Scirpus-type, verarmd en verdicht (overgang naar Schoenoplectus-type).

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 306, sub Scirpus) (FIG. 8.3.3)

- Zoals bij Ph. acaulis, maar het embryo is i.v.m. zijn ligging in een dimeer ovarium lateraal samengedrukt; b2 is hier wel aanwezig en zelfs goed ontwikkeld.

Besluit: Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- OTENG-YEBOAH (1974a: 308)

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Eyerdam, Beetle & Grondona 24556, Argentinië (K)
- L.C. Wheeler 3944, USA (GENT)



4) Phylloscirpus semisubterraneus (Böck.) Goetgh., comb. nov. provis.

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij Ph. acaulis.

Besluit: Scirpus-type, verarmd en verdicht.

## B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 304, fig. 34K) (FIG. 8.3.3)

- Zoals bij Ph. acaulis, maar omtrek afgerond breed ruitvormig.

Besluit: Schoenus-type, goed ontwikkeld.

## C. Vegetatieve anatomie: geen gegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Spruce 5781, Chili (P)

## 3. Bespreking

De vermeende affiniteiten met Schoenoplectus berusten, zoals aangetoond, eigenlijk nergens op, want noch bloeimorfologie, noch embryografie, noch anatomie leveren argumenten pro. Ongeveer hetzelfde geldt voor Ficinia, waarvan de stengelanatomie evenwel (oppervlakkige of parallelle?) gelijkenissen met die van Ph. nevadensis zou vertonen (OTENG-YEBOAH 1974a: 308), maar daarmee houdt de gelijkenis wel op.

Anders ligt het probleem met Amphiscirpus, dat een gelijkend embryo bezit, en gelijkende makromorfologie; de stengel-anatomie zou afwijkend zijn. Desondanks lijkt me de dichte verwantschap Phylloscirpus/Scirpus sectio Monocephales/Amphiscirpus moeilijk te ontkennen, ook al door de zeer gelijkende vruchtbouw (patroon der epidermiscellen van de vruchtwand, goed ontwikkelde bek) en door de bijzondere fytogeografische situatie (Zuidamerikaans, vnl. Argentijns, met voor Amphiscirpus ook nog de oostelijke Verenigde Staten). Het sterkste argument wordt - opnieuw - door de korrelatie met de embryografie geleverd: als enige groep (behalve min of meer Scirpus s.s. zelf) binnen Scirpus s.l. bezitten deze soorten een embryo dat duidelijk tot het Schoenus-type behoort, wat ze met grote waarschijnlijkheid een natuurlijke eenheid doet vormen.

Een aansluiting bij Scirpus s.s. lijkt niet goed verdedigbaar, door de belangrijke verschillen inzake makromorfologie, bloemgestelbouw, anatomie. Een status als afzonderlijk genus lijkt dus aangewezen; maar de relaties met mogelijke verwanten, en ook de intragenerische relaties verdienen een nadere studie. Het is een groep die vrij moeilijk past binnen de Scirpeae, maar onmogelijk is deze plaats niet.

Tabel 8.3.3A : Synonymie van enige kritische Scirpeae (A)

<u>Scirpus</u>	<u>Trichophorum</u> auct. amer. ( = <b>Scirpus</b> )	<u>Eriophorum</u>	<u>Trichophorum</u> auct. europ. ( = <b>Baeothryon</b> )	<u>Baeothryon</u>	Bijzondere genera
1. <i>S. cyperinus</i>	T. cyperinum	E. cyperinum			
1. <i>S. eriophorum</i>					
2. <i>S. vaginatus</i>		E. vaginatum			
3. <i>S. virginicus</i>		E. virginicum			Eriophoropsis
4. <i>S. maximowiczii</i>		E. maximowiczii			
4. <i>S. japonicus</i>		E. japonicum			
5. <i>S. comosus</i>	T. comosum	E. comosum			Erioscirpus
6. <i>S. microstachyus</i>		E. microstachyum			Erioscirpus
7A. <i>S. pumilus</i>			T. pumilum	B. pumilum	
7B. <i>S. alpinus</i>					
7C. <i>S. atrichus</i>			T. atrichum		
8. <i>S. caespitosus</i>			T. caespitosum	B. caespitosum	
9A. <i>S. hudsonianus</i>		E. hudsonianum	T. hudsonianum	B. hudsonianum	Eriophorella
9B. <i>S. alpinus</i> L.		E. alpinum	T. alpinum	B. alpinum	Leucocoma
9B. <i>S. trichophorum</i>					
10. <i>S. subcapitatus</i>			T. subcapitatum	B. subcapitatum	

### 3.5. Baeothryon Ehrh. ex A. Dietr.

---

#### 1. Taxonomie

Lectotype: B. cespitosum (L.) Dietr. (BEETLE 1941a: 470).

Is enerzijds de omschrijving van dit taxon duidelijk, dan ligt het wel anders met het nomenklaturale aspekt van de zaak, want twee namen worden frekwent en door elkaar gebruikt, nl. Baeothryon en Trichophorum Pers. (tabel 8.3.3A).

De hier ingesloten soorten zijn doorlevende planten, dicht zodevormend of met een gedrongen, opstijgend rizoom, vaak uit venige milieus; stengelbladeren zijn afwezig, van de basale bladeren zijn meestal slechts de bladscheden ontwikkeld; het terminale bloemgestel bestaat uit 1 tot enkele aartjes; rond het bloemetje zijn 6 lange, gestrekte glumellae aanwezig.

Het nomenklaturale probleem wordt gevormd door de divergerende interpretaties die bestaan rond Trichophorum Pers. Dit genus werd opgericht, gebaseerd op drie soorten, T. cyperinum (Kunth) Pers., T. lineatum (Michx.) Pers. (met een "?") en T. alpinum (L.) Pers. Een type is hierbij niet aangeduid, en precies daaromtrent bestaan de uiteenlopende meningen: de ene groep (vnl. Amerikaanse) auteurs nemen T. cyperinum als type, een andere groep (vnl. Europese) verkiezen T. alpinum. Deze eerste soort staat dicht bij het type van Scirpus s.s., terwijl die tweede thuishoort in Baeothryon, zoals dit nu wordt begrepen. De argumenten van de twee groepen worden uiteengezet bij resp. KOYAMA (1958: 291-292) en OTENG-YEBOAH (1974b: 313-314) en worden hier niet herhaald. Vermits bij PERSON (1805: 69) T. cyperinum als eerste soort -niet in alfabetische volgorde!- wordt vermeld, volg ik hier de keuze van deze soort als type voor Trichophorum, een meerderheid van auteurs heeft zich trouwens hiervoor uitgesproken.

Ook hier weer voelde SOJAK (1979: 193) een onbedwingbare lust om zijn naam te vereeuwigen, en heeft de zaken niet afwachtend, zeer snel beslag gelegd op enige nieuwe combinaties in Baeothryon. Dit alles op de hem kenmerkende onkritische wijze, waardoor regelmatig flagrant illegitieme namen worden gepubliceerd, zoals inderdaad ook in dit geval...

Tabel 8.3.3B : Synonymie van enige kritische Scirpeae (B)**Baeothryon**

alpinum (L.) Egorova  
 caespitosum (L.) A. Dietr.  
 hudsonianum (Michx.) Sojak  
 pumilum (Vahl) A. & D. Löve  
 subcapitatum (Thw.) A. & D. Löve

**Eriophorella**

alpina (L.) Holub

**Eriophoropsis**

virginica (L.) Palla

**Eriophorum**

alpinum L.  
 comosum Wall.  
 cyperinum L.  
 hudsonianum Michx.  
 japonicum Maxim.  
 maximowiczii (C.B. Clarke) Beetle  
 microstachyum Böck.  
 vaginatum L.  
 virginicum L.

**Erioscirpus**

comosus (Roxb.) Palla  
 microstachyum (Böck.) Palla

**Leucocoma**

alpina (L.) Rydb.

**Scirpus**

alpinus (L.) Dalla Torre & Sarnth.  
 alpinus Schleich. ex Gaud.  
 atrichus (Palla) Dalla Torre & Sarnth.  
 caespitosus L.  
 comosus Wall. ex Roxb.  
 cyperinus (L.) Kunth  
 eriophorum Michx.  
 hudsonianus (Michx.) Fernald  
 japonicus (Maxim.) Fernald  
 maximowiczii C.B. Clarke  
 microstachyus (Böck.) Koy.  
 pumilus Vahl  
 subcapitatus Thw.  
 trichophorum Aschers. & Graebn.  
 vaginatus (L.) Salisb.  
 virginicus (L.) Koy.

**Trichophorum**

alpinum (L.) Pers.  
 atrichum Palla  
 caespitosum (L.) Hartm.  
 comosum (Roxb.) A. Dietr.  
 cyperinum (L.) Pers.  
 hudsonianum (Michx.) Nutt.  
 pumilum (Vahl) Schinz & Thell.  
 subcapitatum (Thw.) Ohwi

Baeothryon Ehrh. was oorspronkelijk voorgesteld als uninomen voor Scirpus cespitosus L., en later overgenomen als valiede genusnaam voor een zeer heterogeen groepje soorten met elementen uit diverse genera, zelfs buiten de Cyperaceae! Reeds lang en nog recent is deze naam in gebruik, met als typesoort B. cespitosum (L.) A. Dietr. Nu lijkt te komen vaststaan dat Trichophorum alpinum (L.) Pers. (= Eriophorum alpinum L. = Scirpus hudsonianus (Michx.) Fern.) op minder dan generisch niveau verschilt van B. cespitosum (= Scirpus cespitosus L. = Trichophorum cespitosum (L.) Hartm.) (tabel 8.3.3 A+B).

Een ander uninomen, Leucoma Ehrh. is gevalideerd onder een lichtjes gewijzigde vorm als Leucocoma Ehrh. ex Rydb., met als type L. alpinum (L.) Rydb., gebaseerd op Eriophorum alpinum L. en dus congenerisch met Baeothryon. Deze jongere naam wordt dus opgenomen in de synonymie, en is ook nog illegitiem daar ze zelf een jonger homonym is van Leucocoma (E.L. Greene) Nieuwland (Ranunculaceae). Recent heeft HOLUB (1984: 96-97) een vervangende naam, Eriophorella gepubliceerd, met als enige soort Eriophorella alpina (L.) Holub. Voor de generische erkenning steunt hij zich op eerder kleine verschillen, en houdt hij geen rekening met de totale variabiliteit binnen Baeothryon, slechts tegenover B. cespitosum wordt zijn nieuw genus gedifferentieerd. Niettemin wijst hij op het feit dat embryografisch zijn nieuw genus niet afwijkt van Baeothryon, en zelf geeft hij toe dat dit criterium nu meer en meer begint door te wegen bij de generische omschrijving...

Bij het bepalen van de naam voor dit genus spelen bijgevolg de typifikatie van Trichophorum en de erkenning van de validiteit van Baeothryon een voorname rol. Afhankelijk van de interpretatie die voor elk van beide punten wordt aangehouden, is men tot verschillende besluiten gekomen. Hier wordt dus geopteerd voor een legitiem Baeothryon met als type B. cespitosum (L.) Dietr. en een Trichophorum met als type T. cyperinum (Kunth) Pers., dat evenwel niet als genus naast Scirpus wordt erkend (tabel 8.3.2).

Nog een supplementair probleem wordt gevormd door de twijfel die bestaat over het al of niet insluiten van Scirpus subcapitatus Thw. (s.l.), die door BEETLE (1946: 664) als type van een nieuwe sectio Paucispicata Beetle binnen Scirpus is gekozen, maar door KERN (1974: 505) in (sectio) Baeothryon wordt ingesloten, en bij deze laatste mening heb ik mij aangesloten. Tenslotte gaf BEETLE (1946: 664) zelf ook toe dat: "the section Paucispicata approaches the section Baeothryon in many vegetative characters and in the similarity of the achenes..."

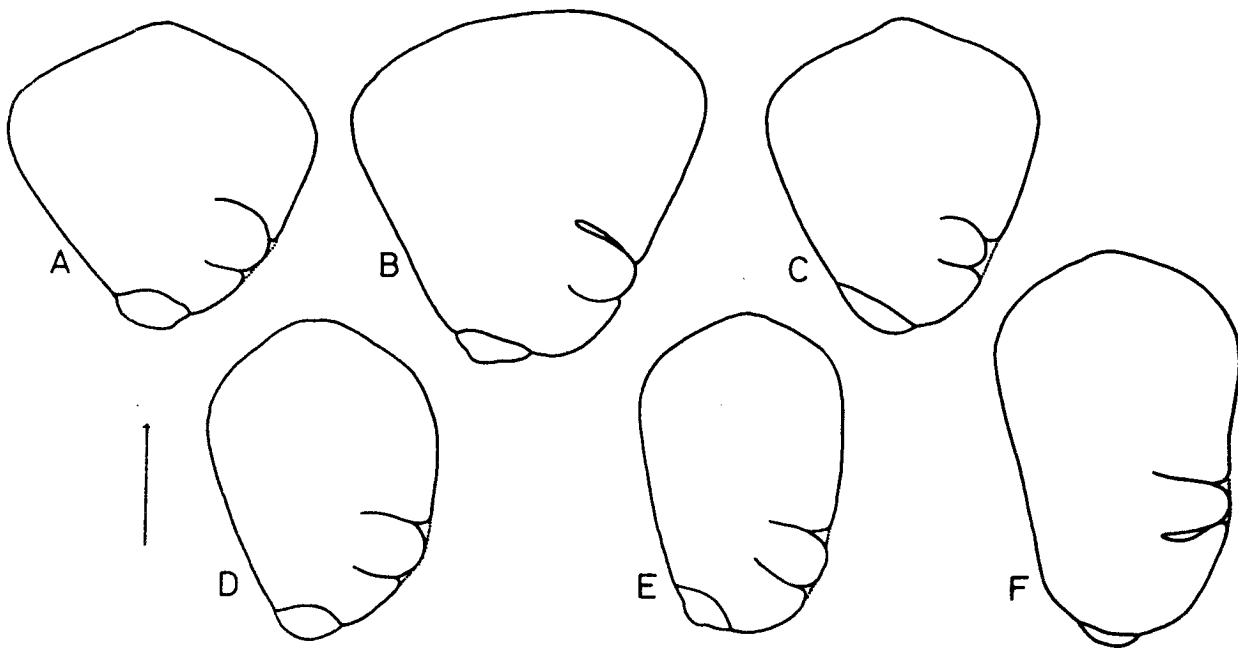


FIG. 8.3.4

Baeothryon pumilum (Vahl) A. & D. Löve -A: embryo, sagittaal. (A: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 34C).

B. caespitosum (L.) A. Dietr. -B: embryo, sagittaal. (B: o.c.: fig. 34A).

B. verecundum (Fernald) A. & D. Löve -C: embryo, sagittaal. (C: o.c.: fig. 34E).

B. alpinum (L.) Egorova -D: embryo, sagittaal. (D: o.c.: fig. 34D).

B. clementis (M.E. Jones) A. & D. Löve -E: embryo, sagittaal. (E: o.c.: fig. 34F).

B. subcapitatum (Thw.) A. & D. Löve -F: embryo, sagittaal. (F: o.c. fig. 34G).

## 2. Algemene gegevens

## A. Bloemgestel: (\*A)

- De hoofdas draagt terminaal één enkel aartje, zelden (bij bepaalde vormen van B. subcapitatum (Thw.) A. & D. Löve) enkele aartjes in een terminale anthela; de ev. bracteae bezitten geen gesloten bladschede, profyllen zijn dan aanwezig.
- Een aartje is opgebouwd uit een vrij groot aantal spiraalig geplaatste glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 glumellae (van zeer kort tot zeer lang), 3+0 meeldraden en een meestal tri-meer gynoecium, zonder gedifferentieerde of blijvende stijlbasis.

Besluit: Scirpus-type, sterk verarmd.

B. Embryo: (DIDRICHSEN 1894: 2, sub Eriophorum alpinum; VAN DER VEKEN 1965: 302-303, fig. 34, A-G, sub Scirpus sectio Baeothryon) (FIG. 8.3.4)

- De omtrek is omgekeerd driehoekig, obtrullaat, of obo-vaal, met al of niet geprononceerde hoeken.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 niet, lateraal of sublateraal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, (sub)basaal.
- Frontaal: - ks is (breed) ellipsvormig, lateraal voor b1, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, matig tot goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 571, sub Eriophorum alpinum L.).
- PALLA (1889: 296, fig. 4, sub Trichophorum).
- PALLA (1896: 146, sub Eriophorum, Scirpus).
- MONOYER (1933: 64-73, pl. 14, 16, sub Scirpus cespitosus L. en S. alpinus Schleich.).
- METCALFE (1971: 456-471, sub Scirpus hudsonianus (Michx.) Fern.).
- GOVINDARAJALU (1976: 34-35, pl. 3, 4-5, sub Scirpus subcapitatus Thw.).
- BERTON (1977: 2, fig. 1, sub Scirpus cespitosus, Trichophorum).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- B. alpinum (L.) Egorova:
  - S. Brisson 76-737, Canada (GENT)
  - E.T. & H. Moldenke 9875, USA (BR)
  - G. Svensson s.n., 1937, Zweden (GENT)
  - L. Vanhecke 4160, Finland (GENT)
- B. cespitosum (L.) A. Dietr.:
  - M.O. Boggiani 674, Italië (BR)
  - J.W. Hamner s.n., 1935, Zweden (GENT)
  - A. Lagault & S. Brisson 7822, Canada (GENT)
  - J. Rammeloo 1724, Corsica (GENT)
- B. clementis (M.E. Jones) A. & D. Löve:
  - D. Keck 4912, USA (K)
- B. subcapitatum (Thw.) A. & D. Löve:
  - J. & M.S. Clemens 29002, Borneo (L)
  - C. van Steenis 8662, Sumatra (L)
- B. verecundum (Fernald) A. & D. Löve:
  - R.A. Puissant s.n., 1877, USA (BR)



### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- PALLA (1896: 146) omschreef een genus Trichophorum met als typesoort niet de hier aanvaarde, maar wel T. alpinum (L.) Pers., en verder nog insluitend T. cespitosum (L.) Hartm. en T. atrichum Palla. De typesoort had hij uit Eriophorum gelicht omwille van het beperkte en bepaalde aantal glumellae (3+3), die bij rijpheid evenwel zeer lang zijn uitgegroeid; bij de tweede soort vinden we eveneens 3+3 glumellae, maar die zijn korter dan de axillerende gluma, en bij de derde tenslotte reiken de 0+3 glumellae meestal tot minder dan halfweg het vruchthe.

#### B. Embryo:

- VAN DER VEKEN (1965: 303) wijst er duidelijk op dat het embryo van B. alpinum goed op dat van de andere Baeothryon-soorten lijkt, en veel minder op dat van Eriophorum. De soort B. subcapitatum, die niet zelden als een infragenerisch taxon binnen Scirpus, Baeothryon of Eriophorum wordt beschouwd, verschilt embryografisch niet noemenswaardig van de andere soorten, zeker niet als men ook hun individuele variabiliteit in ogenschouw neemt.

#### C. Anatomie:

- METCALFE (1971: 470) wijst op twee merkwaardige anatomische kenmerken bij B. alpinum, nl. randcellen van sub-stomatale holten met verdikte wanden, en vaatbundels die per drie in de stengelribben bijeen liggen; beide kenmerken heeft deze auteur verder slechts bij rhynchosporoïde planten kunnen aantreffen. PALLA (1896: 151) echter heeft het eerste kenmerk ook nog bij andere Baeothryon-soorten (sub Trichophorum!) en bij Scirpus s.s. aangetroffen. METCALFE (l.c.) heeft trouwens uit het zo heterogene Scirpus s.l. slechts een 15-tal soorten bestudeerd, waardoor zijn bevindingen en konklusies zéér omzichtig moeten worden benaderd.

## 4. Bespreking

Door een reeks kenmerken van verschillende aard onderscheiden deze soorten zich van Scirpus s.s., op generisch niveau, o.a. door hun embryo van het Carex-type, hun sterk verarmd bloemgestel, de gereduceerde bladeren, verschillende parasieten (SAVILE 1979: 482-483). Zoals hoger uiteengezet, lijkt de naam Baeothryon aangewezen voor dit taxon; recent wordt deze ook meer en meer gebruikt, aangezien de overtuiging dat Scirpus s.l. moet worden opgedeeld duidelijk terrein aan het winnen is.

Problematisch blijft evenwel het herkennen van de relaties binnen Baeothryon, en ook de vraag naar de homogeniteit als genus. Vooreerst is er een zekere vormvariabiliteit van het embryo (VAN DER VEKEN 1965: fig. 34, A-G), maar daarnaast ook een veel grotere inhomogeniteit inzake vruchtwandversiering (SCHUYLER 1971a: 34-36 & 1971b: 583); beide zijn kenmerken die hun "gewicht" bij Cyperaceae voldoende hebben bewezen. Ondanks deze gekende verschillen tussen Baeothryon cespitosum, B. alpinum en B. subcapitatum, is toch vastgesteld dat de eerste twee soorten door eenzelfde roest, Puccinia eriophori-alpini worden aangetast (SAVILE 1972: 2594, t. 1). Daarenboven zou bij dezelfde soorten en ook bij B. pumilum (Vahl) A. & D. Löve een opmerkelijk anatomisch kenmerk voorkomen, nl. substomatale ruimten waarvan de grenscellen sterk verdikt zijn aan die zijde die naar de epidermis is toegekeerd (PALLA 1896: 151). Het ziet er dus naar uit dat men aan een herbeschouwing toe is van bepaalde gebruikte kenmerken. Meer gegevens over de vruchtwandversiering (infraspecifieke variabiliteit) zijn ten andere zeer gewenst; deze gegevens zullen heel waarschijnlijk de relaties binnen Baeothryon helderder maken.

#### 4. Fuireneae Reichenbach ex Fenzl

---

##### 1. Overzicht der genera

1. Fuirena Rottb.: (40?) tropen en subtropen, vooral Afr. en Am.
2. Bolboschoenus (Aschers.) Palla: (5) subkosmopoliet.
3. Hymenochaeta P. Beauv. ex Lestib.: (1) Indië, SE.Az., Malesia, N.Austr.
4. Pseudoschoenus Oteng-Yeboah: (1) Zuid-Afrika (Kaap en aangrenzend).
5. Schoenoplectus (Reichenbach) Palla: (50?) kosmopolitisch, vooral Afr.

##### 2. Sleutel tot de genera (tabel 8.4.1)

- 1A. Stengel knopig, bebladerd (bladeren soms gereduceerd tot hun bladschede) ..... 2
- B. Stengel niet knopig, zonder stengelbladeren ..... 3
- 2A. Bladeren met ligula; bloemgestel vaak geëtageerd pluimvormig, maar soms terminaal of pseudolateraal hoofdjesachtig ..... Fuirena
- B. Bladeren zonder ligula; bloemgestel een terminale anthela, soms dicht samengetrokken, maar met 2 of meer bladachtige involucrale bracteae ..... Bolboschoenus
- 3A. Bloemgestel pseudolateraal met meestal 1 lange, stengelachtige bractea in het verlengde van de stengel; glumellae vaak sterk gereduceerd ..... Schoenoplectus
- B. Bloemgestel terminaal, zonder dergelijke bractea; glumellae goed ontwikkeld ..... 4
- 4A. Bloemgestel een terminale anthela; bladeren met een goed ontwikkelde lamina ..... Hymenochaeta
- B. Bloemgestel terminaal, pluimvormig; bladeren gereduceerd tot hun bladschede ..... Pseudoschoenus

Tabel 8.4.1 : Een vergelijking van de Fuireneae-genera

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Fuirena</u></b>	<b><u>Bolboschoenus</u></b>	<b><u>Hymenochaeta</u></b>	<b><u>Pseudoschoenus</u></b>	<b><u>Schoenoplectus</u></b>
<i>Rizoom</i>	+/-	+	+	+	+/-
<i>Stengelbasis knolvormig</i>	-	++	+	?	+/-
<i>Stengel dwarse <math>\phi</math></i>	$\Delta$ O	$\Delta$	$\Delta$	O	$\Delta$ O
<i>Stengel bebladerd</i>	+/-	+	-	-	-
<i>Stengel gesepteerd</i>	-	-	+	?	-/+
<i>Lamina ontwikkeling</i>	+/-	+	+	-	-/+
<i>Ligula aanwezig</i>	+	-	+	?	+
<i>Bloemgestel</i>	terminaal	terminaal	terminaal	terminaal	pseudolateraal
<i>Involucrale bracteae</i>					
- aantal	enkele - 1	enkele	enkele	1	1
- vorm	bladachtig	bladachtig	bladachtig	schubvormig	stengelachtig of schubvormig
<i>Glumellae</i>	++ ( - )	+	+	+	+/-
<i>Embryo</i>					
- kotel grootte	+	++	+	+	++/+
- b2	+/-	++/+	+	+	++/+
- b3	-	+/-	-	-	-
- wk insnoering	-	+	-	-	-

## 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

Omwillen van het bezit van aartjes met vele, spiralig ingeplante glumae, waarvan de meeste een 2sl bloemetje met soms goed ontwikkelde glumellae axilleren, plaatsen we deze tribus in de Cyperoideae, maar wel ergens in de minder geëvolueerde regionen: spiralig geplaatste glumae, een groot aantal bloemetjes per aartje, en de aanwezigheid van glumellae zijn inderdaad primitieve kenmerken in deze onderfamilie.

Het gemeenschappelijk bezit van een bijzonder embryotype maakt deze groep duidelijk homogeen, en met reden kan men gewaagen van een afzonderlijke lijn in de subfamilie, m.a.w. de oprichting van een tribus Schoenoplecteae (LYE 1971a: 145-146) lijkt me wel gerechtvaardigd, op voorwaarde dat die gezuiverd wordt van het minder verwante genus Eleocharis. HAINES & LYE (1971: 480-481) illustreren hun taxonomische opvattingen i.v.m. deze tribus met hun fig. 3 en schrijven: "Genera with a Schoenoplectus-type embryo are here regarded as belonging to Schoenoplecteae". Daar zijn drie opmerkingen bij te maken:

- 1) hun Actinoscirpus moet worden vervangen door de prioritaire naam Hymenochaeta,
- 2) Fuirena met zijn Schoenoplectus-type embryo ontbreekt hier, om een mij onbekende reden (niet opgemerkt?),
- 3) in dat geval, bij insluiting van Fuirena, moet ook de tribusnaam zelf worden vervangen door de prioritaire naam Fuireneae (GOETGHEBEUR 1985: 627).

Opmerkelijk, en goed in overeenstemming met de op morfologische gronden aangenomen primitieve positie in de subfamilie, zijn de besluiten van JUGUET (1966: 1713 & 1972: 563-564) uit een ontogenetische studie van Bolboschoenus maritimus (L.) Pala, nl. dat deze soort ontegensprekelijk archaische kenmerken vertoont in de embryogenese.

Fuirena lijkt de meeste oorspronkelijke kenmerken in zich te verenigen, nl. een knopige stengel, een vaak goed ontwikkelde bladlamina, weinig of geen differentiatie tussen blad en bractea, een in principe paniculaat bloemgestel, een relatief weinig gedifferentieerd embryo; de goed ontwikkelde, of beter vaak overgedifferentieerde glumellae stellen evenwel een meer geëvolueerd kenmerk voor. Bolboschoenus is wellicht een vroege afsplitsing, ergens uit de Fuirena-stam, met enige hooggespecialiseerde trekjes, als verdwenen ligula, (dicht) samengetrokken anthela, hoog gedifferentieerd embryo.

Hymenochaeta bevindt zich wellicht dicht bij de oorsprong van de Schoenoplectus-lijn, gezien de basaliteit van alle bladeren, de differentiatie tussen blad en bractea, maar rond de anthela bevinden zich nog enkele gelijke involucrale bracteae. Pseudoschoenus heeft zelfs nog een paniculaat bloemgestel, maar en bladeren en bracteae zijn reeds sterk gereduceerd. Schoenoplectus vormt ongetwijfeld de huidige climax van de tribus, en vertoont heel wat bijzondere, afgeleide kenmerken: de bladeren zijn vaak tot enkele basale bladscheden gereduceerd, de bloemgestellen zijn vaak hoofdjesachtig samengetrokken, en bezitten een hooggespecialiseerde stengelachtige bractea, de glumellae zijn aan het verdwijnen, en er treedt een duidelijke tendens op naar een hooggespecialiseerde bloeivorm, de basiflorie.

#### 4.1. Fuirena Rottb.

---

##### 1. Taxonomie

Type: F. umbellata Rottb.




Dit oude genus was opgericht voor een groep soorten die door het gekombineerd voorkomen van enige opvallende kenmerken niet meer in Scirpus waren onder te brengen of konden worden gehouden; deze klassieke verschillen (KRAL 1978: 309) zijn:

- een knopige, tri- of pentastich bebladerde stengel,
- bladeren met een goed ontwikkelde ligula,
- een in principe paniculaat bloemgestel met laterale en terminale groepen aartjes,
- glumae grijsgroen of loodgrijs gekleurd,
- glumae opvallend behaard,
- glumae met een vaak teruggekromde uitlopende middennerf,
- goed ontwikkeld perianth, met meestal 3 borstelhaarvormige en 3 bredere delen,
- gesteeld, driekantig vruchtje met een duidelijke, meestal ruwe bek.

Bijna elk van de opgesomde kenmerken kan weliswaar ook bij Scirpus of andere genera worden aangetroffen, maar niet de combinatie ervan, die bij de eerste typische Fuirena-soorten was gekend. Enige tijd nadien kwamen meer soorten opduiken, en geleidelijk aan begonnen de grenzen met Scirpus te vervagen, zodat KOYAMA (1958: 286-287) dacht er goed aan te doen om Fuirena in zijn Scirpus sensu latissimo in te sluiten...

Twee nieuwe, oorspronkelijk monotypische genera werden ondertussen opgericht om twee afwijkende soorten in onder te brengen, nl. Vaginarina Pers. voor planten met sterk gereduceerde bladeren (in de SE. Verenigde Staten), en Pentasticha Turcz. voor planten met duidelijk pentastiche aartjes en een perianth van 3+3 borstelhaarvormige delen (in Afrika, Madagascar, Comoren). Deze genera zijn slechts zelden als dusdanig erkend, veel eerder werden ze in Fuirena opgenomen, al dan niet als sectio of subgenus geïndividualiseerd, zoals bvb. in een van de meest recente systemen (OTENG-YEBOAH 1974b: 312-313), gebaseerd op klassieke morfologische verschillen, naast anatomische kenmerken: een genus Fuirena, met drie subgenera, Fuirena, Pentasticha en Vaginarina (tabel 8.4.2).

Tabel 8.4.2 : Een vergelijking van Fuirena met enige synonymen

Kenmerk	<u>Fuirena</u>	<u>Vaginaria</u>	<u>Pentasticha</u>
<i>Stengel doorsnede</i>			
<i>Lamina ontwikkeling</i>	+	-	+
<i>Bloemgestel</i>	paniculaat	hoofdjesachtig	paniculaat
<i>Glumellae</i>			
- <i>buitenste</i>	haarvormig	haarvormig	haarvormig/O
- <i>binnenste</i>	laminair	laminair	haarvormig/O



Uit de omschrijving van deze taxa blijkt al dat het kenmerk perianth niet meer differentiërend werkt t.o.v. Scirpus. Verder zijn ook beschreven geworden, een soort met kale glumae, F. abnormalis (CLARKE 1902: 463), of met soms een zeer korte scirpoïde beharing, in F. hirsuta (FORBES 1969: 89-92, fig. 5), een soort met basaal gegroepeerde bladeren en een pseudolateraal bloemgestel, F. enodis (CLARKE 1898: 263), en tenslotte ook nog soorten met glumae met een (zeer) korte mucro, F. gracilis en F. microlepis (KUNTH 1837: 182), F. stricta (STEUDEL 1855: 128), F. chlorocarpa (RIDLEY 1884: 161); in die gevallen echter blijven een aantal van de hoger vermelde criteria naar Fuirena wijzen, en wat meer is, ook het embryotype is zeer typisch dat van Fuirena (VAN DER VEKEN 1965: 344-345, fig. 42 V).

## 2. Algemene gegevens

### A. Bloemgestel: (FIG. 8.4.1)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP, de bracteae hebben een goed ontwikkelde gesloten bladschede, profyllen zijn altijd aanwezig; soms is slechts de top van de hoofdas vertakt en dan volgens een dicht NVP, met eventueel de laagste bractea in het verlengde van de stengel.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP; meestal is slechts 1 profyltak ontwikkeld, soms geen; de top van de zijas draagt meestal een dicht NVP, net zoals de top van de hoofdas, maar soms is een anthela of een samengestelde anthela gevormd.
- Een aartje is opgebouwd uit een groot aantal spiralig (vaak opvallend spiropentastich) geplaatste glumae; elke gluma axilleert een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit een wisselend aantal glumellae: 0+0 bij o.a. F. pubescens Kunth, 0+1 bij F. bullifera J. Rayn. & H. Roessler, 0+3 bij o.a. F. glomerata Lam., 3+3 en alle borstelhaarvormig bij o.a. F. stricta Steud., 3+3 en de binnenste verbreed bij o.a. F. umbellata Rottb.; verder 3 meeldraden, en een tri-meer gynoecium, de stijlbasis is niet verdikt, wel blijft een smalle bek aanwezig op het rijpe vruchtje.

Besluit: Scirpus-type, met zeer variabel makrobloemgestel en perianthmorfologie.

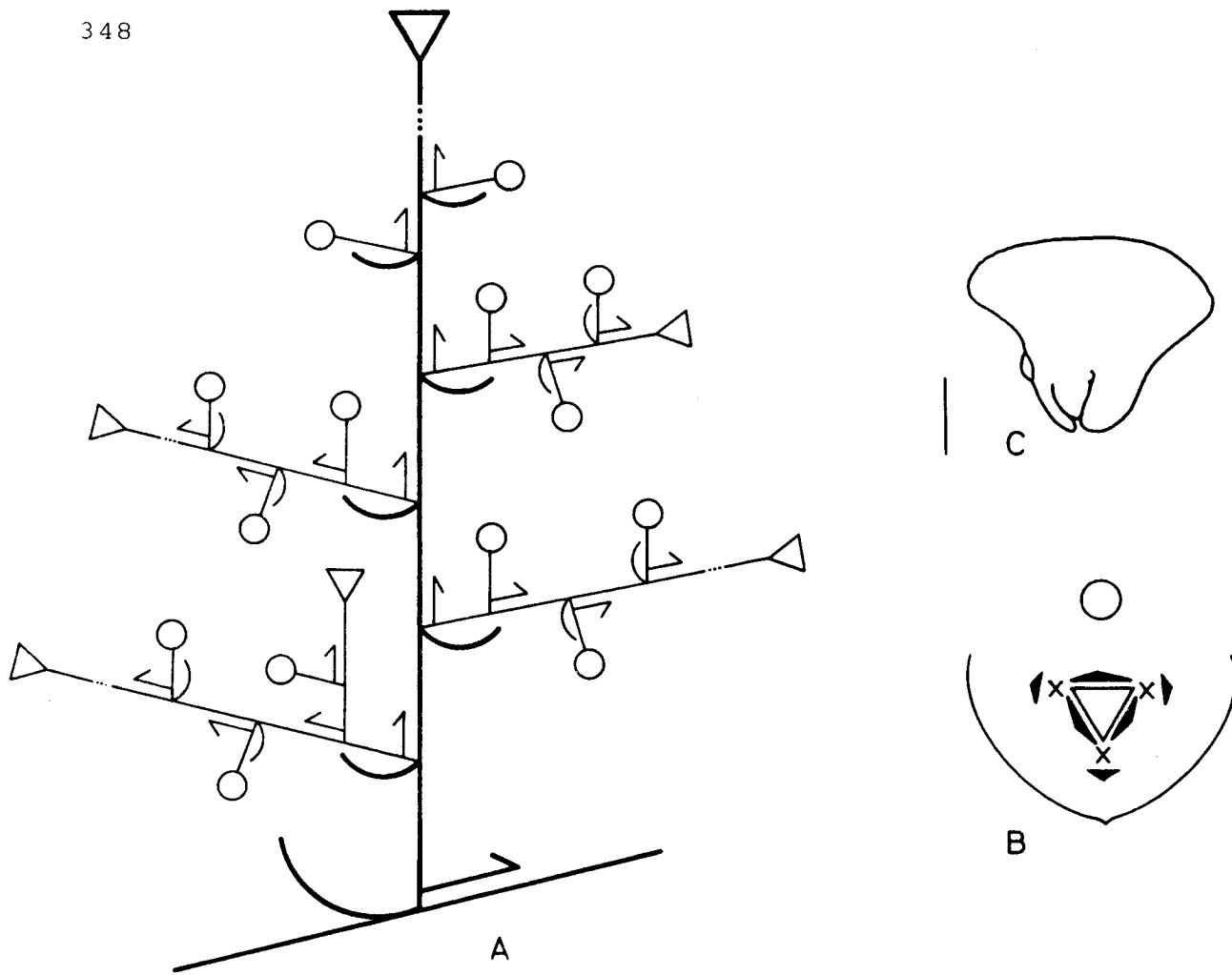


FIG. 8.4.1

*Fuirena umbellata* Rottb. -A: lateraal deelbloemgestel, zijzicht. -B: bloemetje met gluma, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. (A-B: Van der Veken 11166, GENT; C: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 42B').

vergroeid ("ingeplant staan") doet weinig ter zake. Blijkbaar heeft de wat ongewone vorm van bepaalde glumellae de verbeelding van enkele auteurs op hol doen slaan...

- De vormvariabiliteit van de glumellae blijkt vrij groot te zijn, ook binnen de soort (CLARKE 1898: 263; FORBES 1969: 92-94, fig. 6). De -voorlopig?- meest extreme vorm is aangetroffen bij een recent beschreven soort, F. bullifera (RAYNAL & ROESSLER 1977: 353-355), waar de buitenste krans van glumellae volledig ontbreekt, en van de binnenste slechts 1 laterale is ontwikkeld, en dan nog zeer ongewoon van vorm is, met een sterk blaasvormig opgezwollen topdeel.
- Bij F. wallichiana Kunth vertonen de glumellae een overgangsvorm tussen de borstelhaarvormige en de bredere, plaatvormige (KRAL 1978: 352, fig. 13), waardoor de scherpe grens die tussen de subgenera van OTENG-YEBOAH (1974b: 312-313) leek te bestaan, op haar beurt ook weer vervaagt.
- Over de morfologische waarde van de "bek" is me eigenlijk niet veel met zekerheid bekend; gaat het om een bijzondere vorm van blijvende stijlbasis of een werkelijke uitgroei van de top van het vruchtje? Ontogenetisch-anatomisch onderzoek lijkt dus wenselijk.

#### B. Embryo:

- Bij SCHNEIDER (1932: fig. 2, 9, 22) is een embryo van Fuirena simplex Vahl afgebeeld, in verschillende stadia van ontwikkeling. Het blijkt nu dat dit embryo in jonge toestand erg goed lijkt op een embryo van het Ficinia-type, met langwerpige-spoelvormige omtrek, sterk asymmetrisch ontwikkeld koleoptiel, wk schuin opgericht onder een laterale insnoering, en een subbasale, spleetvormige ks, // b1. Deze waarneming kan evenwel een bevestiging gebruiken, want zelfs de referentie naar getuigemateriaal ontbreekt.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 287) vermeldt bij F. leptostachya Oliv. een anatomische eigenschap die eerder kenmerkend is voor de Cypereae, nl. het voorkomen van een abaxiale sklerenchymbundel links en rechts van de mediane vaatbundel. Misschien is ook dit te wijten aan foutief geïdentificeerd of gemengd herbariummateriaal?

- F. enodis Clarke: J. Acocks 16351, Zuid-Afrika (K)
- F. incompleta Nees: T.M. Pedersen 183, Argentinië (BR)
- F. leptostachya Oliv.:  
H.M. Richards 12923, Tanzanië (BR)
- F. microlepis Kunth:  
Killick & Leistner 3221, Namibië (K)
- F. pachyrhiza Ridl.: D. Lovemore 501, Zimbabwe (BR)
- F. pubescens (Lam.) Kunth:  
R.E. & T. Fries 732, Kenya (BR)  
J. Léonard 3556, T Chad (BR)  
H.M. Richards 3554, Zambia (BR)  
G.R. Williams 195, Kenya (EA)
- F. pygmaea Ridl.: E.A. Robinson 3680, Zambia (BR)
- F. reticulata Kük.:  
B. de Winter & W. Marais 4830, Namibië (K)
- F. scirpoidea Michx.: Pl. Exs. Gray. 1329, USA (BR)
- F. squarrosa Michx.:  
M. Fernald & B. Long 5233, USA (K)
- F. stricta Steud.: A. Schmitz 6753, Zaïre (BR)
- F. trilobites Clarke: M.V. Hugar 2663, Indië (K)
- F. umbellata Rottb.: C. Evrard 6430, Zaïre (BR)  
E. Jangoux 1029, ibid. (BR)  
A. Taton 1429, ibid. (BR)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Opvallend is de (spiro)pentastische plaatsing van de glumae in het aartje van enige soorten (soms gelieerd aan een 5-kantige stengel), zoals F. welwitschii Ridl., F. stricta Steud., F. pubescens Kunth.
- Over de morfologische waarde van de glumellae is al een oude discussie aan de gang (NEES 1834a: 278; SCHLECHTEN-DAL 1845; BENTHAM 1877a: 510; BLASER 1941a: 550-551, fig. 79-86; KERN 1962a: 144, fig. 11; HAINES 1967: 55, fig. 3N). Hier kunnen we niet al de verschillende verklaringen in detail weergeven, slechts de hoofdlijnen worden besproken. De brede glumellae zijn soms als staminodia verklaard, en soms werden zelfs alle glumellae als zodanig beschouwd. De ene auteurs meenden dat de brede glumellae (= die van de binnenste krans) hoger dan de meeldraden waren ingeplant, maar anderen (o.a. BLASER l.c.) konden duidelijk aantonen dat zoiets zeker niet het geval was. In het licht van de anthoïdale verklaring van de cyperoïde bloemetjes is deze discussie eigenlijk weinig zinvol: de buitenste glumellae axilleren elk een meeldraad, de binnenste glumellae zijn leeg, en of die nu hoger of lager met de bloemas zijn

B. Embryo: (SCHNEIDER 1932: 654-656, fig. 9; VAN DER VEKEN 1965: 344-345, fig. 42, U-B') (FIG. 8.4.1)

- De omtrek is omgekeerd driehoekig met afgeronde hoeken, licht convex en matig verbreed kotyl met ingebogen flanken, d.w.z. iets paddestoelvormig.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 niet tot matig, basaal gericht;  
- wk is matig ontwikkeld, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig tot breed spleetvormig, subbasaal onder b1 door de sterk asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, // b1.

Besluit: Schoenoplectus-type, matig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 566-567, 572 sub Pentasticha, foutief als chlorocyperoïd p. 560!).
- HOLM (1897c: 21-22, fig. 14, 17).
- GIBBS (1908: 189-197, pl. 12).
- PFEIFFER (1927a: 126).
- CHERMEZON (1937: 158).
- GOVINDARAJALU (1969a).
- METCALFE (1971: 280-287, fig. 8, 36, 37).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- F. abnormalis Clarke:  
E. Milne-Redhead & P. Taylor 9963, Tanzanië (K)
- F. breviseta (Coville) Coville:  
E.J. Palmer 8604, USA (K)
- F. ciliaris (L.) Roxb.:  
Anderson s.n., 1884, India (L)  
C.A. Backer 36273, Java (L)  
Coert 57, ibid. (L)  
Ludanga 2463, Tanzanië (EA)  
W. Meijen 5718a, Sumatra (L)  
J.V. Santos 4637, Filippijnen (L)  
T. Smitinand 5419, Thailand (L)

## 4. Bespreking

Uit de gegevens blijkt dat van de oorspronkelijke, "klassieke" kenmerken die Fuirena zouden moeten differentiëren tegenover Scirpus, eigenlijk maar enkele betrouwbare overblijven, o.a. het voorkomen van een goed ontwikkelde ligula (\*A) (volgens HOLM (1897c: 19) echter zou dit kenmerk ook bij alle Scirpus s.l. met goed ontwikkelde laminae worden aangetroffen, en de soorten uit Scirpus s.s. bezitten inderdaad een duidelijke ligula!), de bijzondere kleur en textuur van de glumae (een moeilijk te hanteren criterium), de bijzondere bek op het vruchtje: deze kenmerken kunnen worden aangewend om extreme soorten een genus toe te wijzen, terwijl voor de grote meerderheid van de soorten de "grote combinatie" geldig blijft. Recent is daar bijgekomen, en wel als zwaarwegend kenmerk, een embryo-grafisch criterium: Fuirena blijkt een embryo van het Schoenoplectus-type te bezitten, althans een iets minder gedifferentieerde variant ervan, waardoor met zekerheid Fuirena van Scirpus s.s. is te onderscheiden, en meteen ook de mogelijke verwantschap met de andere Fuireneae (RAYNAL 1973: pl. 8) waarschijnlijker wordt.

Naar mijn mening staat Fuirena voor een mooi 'natuurlijk' genus, dat echter in de gewone morfologische termen moeilijk te omschrijven is, door de aanwezigheid van zeer ver gedifferentieerde soorten. Deze extremen blijven echter via duidelijke overgangsoorten met de 'kern' van Fuirena verbonden. Vooral de glumae vertonen enige opvallende en wellicht groepsbindende kenmerken (bijzondere textuur, kleuren, nervatuur), hoewel de waarde ervan nog in detail moet worden bestudeerd, in het kader van een monografische studie.

#### 4.2. Bolboschoenus (Aschers.) Palla

---

##### 1. Taxonomie

Type: B. maritimus (L.) Palla

Onder deze naam worden een klein aantal soorten verzameld, die gewoonlijk in Scirpus s.l. werden en worden ingesloten (zie BEETLE 1942a). Reeds in de vorige eeuw is dit groepje al een identiteit als zelfstandig genus toegekend, nl. Reigera Opiz, echter een nomen nudum (HOLUB & POUZAR 1967: 413; LYE 1971c: 288).

Verschillend van Scirpus s.l. zijn o.a. het embryotype (VAN DER VEKEN 1965: 316), de anatomie (OTENG-YEBOAH 1974b: 315), de glumellae (KOYAMA 1958: 281) en de algemene habitus (WILSON 1981a: 157). Vooral het opvallend sterk ontwikkeld embryotype heeft diverse auteurs ertoe aangezet om de reeds lang bekende makromorfologische verschillen opnieuw te bekijken en te reëvalueren in het licht van het langzaam groeiend overzicht van het gehele genus Scirpus s.l.

Uit veel eigenschappen blijkt de nauwe verwantschap tussen Bolboschoenus en Schoenoplectus (gelijkend embryo, vruchtje, glumellae, vegetatieve anatomie). Toch kunnen ze eenvoudig uit elkaar worden gehouden, zelfs makromorfologisch: Schoenoplectus-soorten zijn veelal planten met basale bladeren die zelfs vaak tot hun bladschede zijn gereduceerd, met fotosynthetiserende stengels, en een pseudolateraal bloemgestel, doordat de ene grote bractea stengelachtig is en in het verlengde van de stengel staat, terwijl bij Bolboschoenus de stengel knopig is, met goed ontwikkelde bladeren, en enkele grote, bladachtige bracteae rond het bloemgestel vertoont.

Een welbepaalde Schoenoplectus-soort, S. etuberculatus (Steud.) Oteng-Yeboah is o.a. door KOYAMA (1958: 288-289) als type van een series Malacogeton (Ohwi) Koy. in zijn Scirpus sectio Bolboschoenus geplaatst, omwille van de gelijkende, grote vruchtjes. Op de vegetatieve gelijkenis met Schoenoplectus wordt eveneens gewezen, en wanneer bekend raakt dat het embryotype (VAN DER VEKEN 1965: 318), het bloemgestel, de vegetatieve anatomie en de anatomie van het vruchtje (OTENG-YEBOAH 1974b: 315) eerder die van Schoenoplectus zijn, besluiten OTENG-YEBOAH (1974b: 315) en WILSON (1981a: 156) dat deze soort inderdaad best in Schoenoplectus wordt ondergebracht.

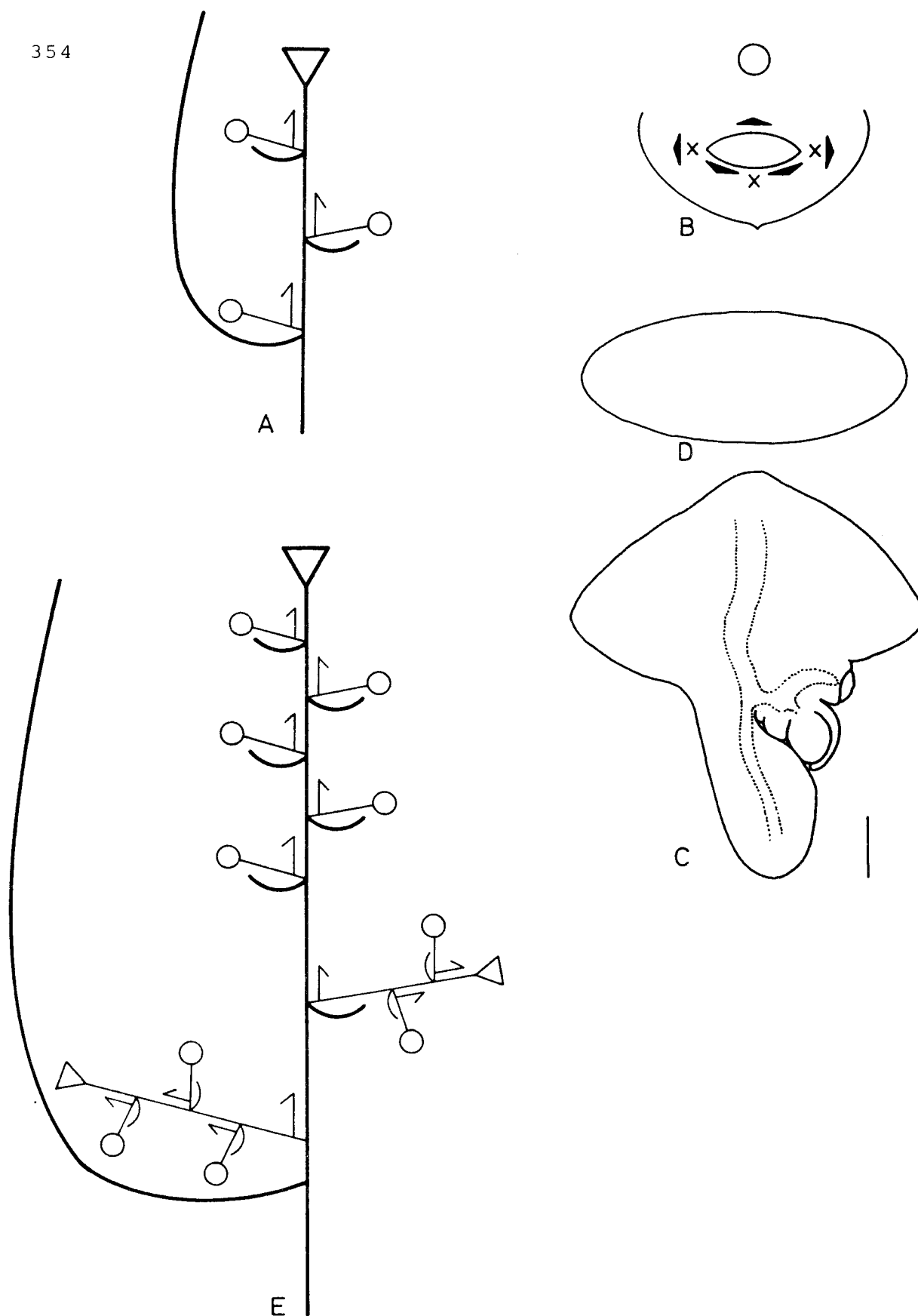


FIG. 8.4.2

*Bolboschoenus grandispicus* (Steud.) Lewejohann & Lobin —A: bloemgestel, zij-  
 zicht. —B: bloemetje met gluma, bovenzicht. —C: embryo, sagittaal. —D: em-  
 bryo, bovenzicht. (A-D: Berhaut 1021, GENT).

*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla —E: bloemgestel, zijzicht. (E: Goetghebeur  
 2807, GENT).



Nog een andere "moeilijke" soort is Hymenochaeta grossa (L.f.) Nees, die meestal in de nabijheid van of in Bolboschoenus is geplaatst (o.a. KOYAMA 1958: 289; SCHUYLER 1971b: 583; KERN 1974: 497-499). SCHUYLER (1971a: 38) en WILSON (1981a: 156-157) wijzen op de kenmerken afwijkend van de typische Bolboschoenus, en dan vnl. het opvallende embryografische verschil, met daarenboven de stengel zonder knopen en de veel kleinere aartjes. Een evaluatie wordt in de afzonderlijke behandeling van Hymenochaeta gegeven.

## 2. Algemene gegevens

### A. Bloemgestel: (FIG. 8.4.2)(\*A)

- De hoofdas en de zijassen vertakken volgens een dicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn overal aanwezig en goed ontwikkeld; vaak is op de laagste zijassen het eerste internodium iets gestrekt.
- Een aartje is opgebouwd uit een groot aantal spiralig geplaatste glumae, elk een 2sl bloemetje axillerend.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 glumellae, borstelhaarvormig en retrors ruw, verder 3+0 meeldraden, en een di- of trimeer gynoecium; het vruchtje is bijgevolg lensvormig of (afgeplat) driekantig, de stijlbasis valt volledig af.

Besluit: Scirpus-type, open of verdichte anthela.

### B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 316-318, fig. 37 D-E; JUGUET 1966: 1712 & 1972: 556, pl. 6, 25) (FIG. 8.4.2)

- De omtrek is fungiform, met zeer groot, breed rhombisch kotyl.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed ontwikkeld, met een bladschede rond de goed ontwikkelde b2 en soms aanwezige b3, basaal;
  - wk is goed ontwikkeld, en ligt lateraal op een kleine uitgroeiing, van het koleoptiel gescheiden door een insnoering.

- Frontaal: - ks is spleetvormig, subbasaal waarneembaar door de sterk asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, // b1.

Besluit: Bolboschoenus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- MONOYER (1933: 32-35, pl. 4, sub Scirpus).
- CHERMEZON (1937: 139, 155, sub Scirpus).
- METCALFE (1971: 456-471 p.p., fig. 61K, sub Scirpus).
- GOVINDARAJALU (1976: 29-31, pl. 3,3&4,1-2, sub Scirpus).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- B. grandispicus (Steudel) Lewejohann & Lobin:  
Berhaut 1021, Senegal (GENT)
- B. laeteflorens (Clarke) Goetgh., **comb. nov. provis.:**  
A.W. Exell & F.A. Mendonça 2319, Angola (LISJC)  
W. Giess 10502, Namibië (WAG)  
J. Gossweiler 12132, Angola (LISJC)  
J. Gossweiler 14129, *ibid.* (BM)  
A. Meneses 4237, *ibid.* (LISC)  
R.J. Rodin 2981, *ibid.* (MO, WAG)  
R. Story 5873, *ibid.* (K)
- B. maritimus (L.) Palla:  
P. Goetghebeur 2807, Nederland (GENT)

### 3. Bespreking

Dit genus kan vrij eenvoudig van Scirpus s.l. worden onderscheiden, door o.a. verschillende zaadhuidanatomie (MAREK 1958: 176), cytologie (TANAKA, gecit. in KOYAMA 1980: 148), embryografie (VAN DER VEKEN 1965: l.c.), vegetatieve anatomie (SCHUYLER 1971b: 583), ontbreken van de ligula,...

Iets moeilijker ligt het verschil met Schoenoplectus, waar het ongetwijfeld nauw mee verwant is; LYE (1971a: 144 & 1971c: 290) meent dan ook dat het best als een subgenus in Schoenoplectus kan worden geplaatst. Omwille van mijn reeds omschreven taxonomische opvattingen, lijkt het mij niettemin verantwoord om Bolboschoenus toch als een zelfstandig genus naast Schoenoplectus te plaatsen; de mij bekende differentiërende eigenschappen zijn in tabel 8.4.1. bijeengezet (zie ook MAREK l.c.). Als bijkomend argument wil ik hier ook wijzen op de verschillen in parasitisme door roesten, die voor Bolboschoenus en Schoenoplectus zijn vastgesteld (SAVILE 1972: 2594-2595).

Op het eerste gezicht lijkt Bolboschoenus wat primitiever dan Schoenoplectus, vooral doordat de eerste goed ontwikkelde loofbladeren bezit, die bij de andere vaak tot bladscheden zijn gereduceerd. SCHUYLER (1971b: 583) heeft daarbij echter interessante anatomische waarnemingen genoteerd, en formuleerde een merkwaardige hypotese, als zouden de goed ontwikkelde bladeren van Bolboschoenus semofyletisch secundair zijn ontstaan als op nieuw uitgegroeide bladeren van het gereduceerde type zoals bij Schoenoplectus. Deze gedachtengang is me toch iets te onwaarschijnlijk. Meer aannemelijk lijkt me om Bolboschoenus als een hoog ontwikkelde zijtak (cf. anatomie, embryografie) van de Schoenoplectus-climaxlijn te beschouwen, waarbij Schoenoplectus in de voornoemde kenmerken minder ver is gespecialiseerd dan Bolboschoenus, daarentegen hoger geëvolueerd inzake bloeimorfologie (pseudolateraal bloemgestel, amfikarpie) en algemene habitus (fotosynthetiserende stengel, eenjarigheid).

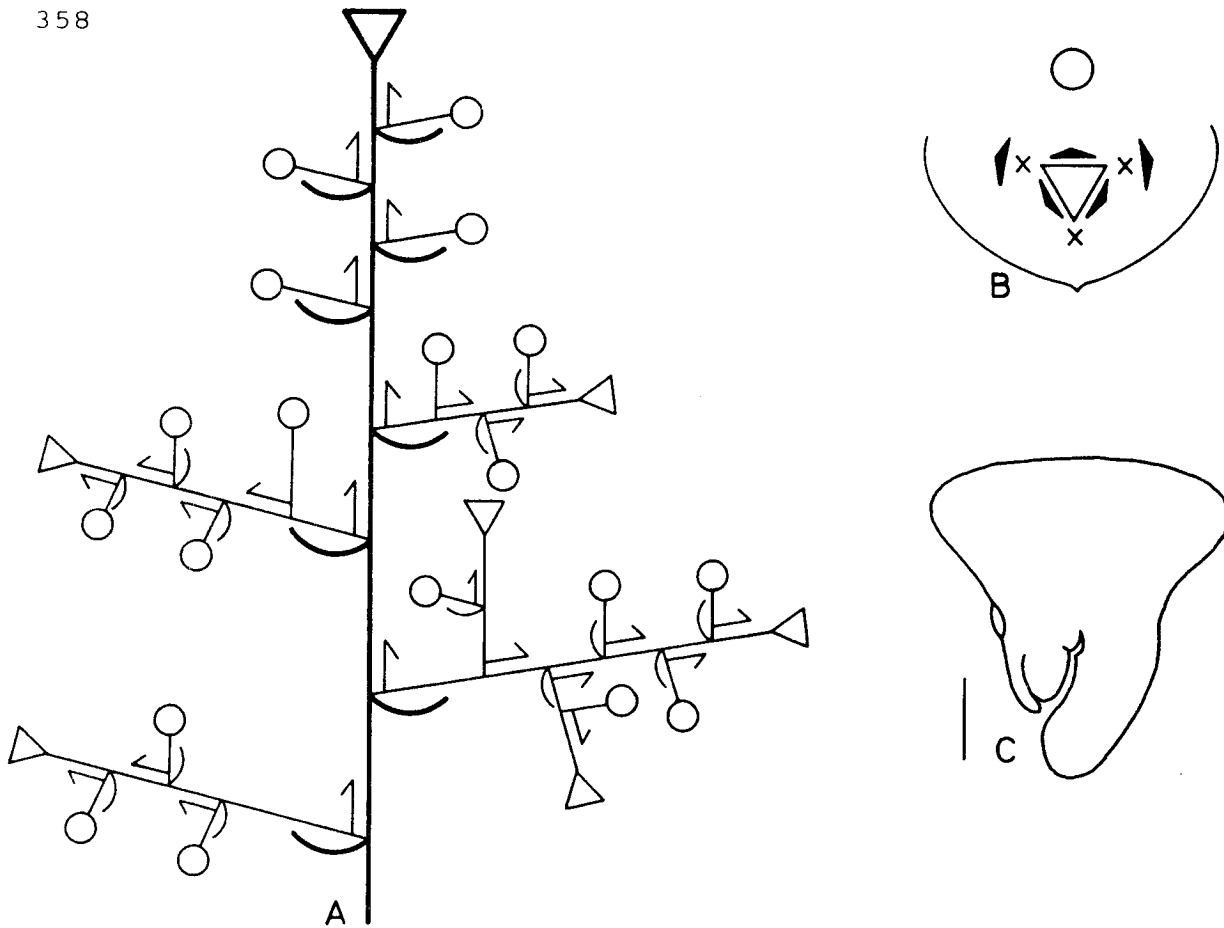


FIG. 8.4.3

*Hymenochaeta grossa* (L.f.) Nees -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: bloemetje met gluma, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. (A-B: Jeswiet 1920, WAG; C: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 36A).

#### 4.3. Hymenochaeta P. Beauv. ex Lestib.

---

##### 1. Taxonomie

Type: H. grossa (L.f.) Nees

Dit oude, monotypische genus is na zijn beschrijving slechts zeer zelden afzonderlijk gehouden, in de omgeving van Schoenoplectus (NEES 1834a: 293 & 1834b: 264); meestal is het in Scirpus s.l. (sectio Actinoscirpus Ohwi) of Schoenoplectus ingesloten. BENTHAM (1881a: 363) stelde voor om deze naam te laten vallen, bij gebrek aan een differentiërende beschrijving of authentiek specimen. Waarop NEES (l.c.) zich trouwens baseert om dit genus met Scirpus grossus L.f. te identificeren, is niet geheel en al duidelijk. Alleen zeer recent is na een suggestie door HAINES & LYE (1971: 480) het oude genus weer opgediept door WILSON (1981a: 156) n.a.v. een revisie van de Australische soorten en verwijderd uit Scirpus s.l.; er bleek nl. dat de makromorfologische verschillen tussen Hymenochaeta, Schoenoplectus en Bolboschoenus gekorreleerd waren met embryografische verschillen, waardoor de status van afzonderlijk genus voor deze drie taxa werd aanvaard.

Bij de auteurs die een Scirpus s.l. aanhielden, is de sectio Actinoscirpus Ohwi vaak in de onmiddellijke omgeving van sectio Bolboschoenus geplaatst (KOYAMA 1958: 297; SCHUYLER 1971a: 38 & 1971b: 583; KERN 1974: 496), wellicht omwille van de iets gelijkende habitus. LYE (1971c: 290) die Bolboschoenus in Schoenoplectus opnam, zag deze soort een eigen subgenus binnen Schoenoplectus vormen, of zelfs een afzonderlijk genus ernaast, omwille van enkele morfologische verschillen, zoals bij HAINES & LYE (1971: 481, fig. 5), waar Actinoscirpus (Ohwi) Haines & Lye formeel als genus wordt erkend.

Misschien is deze laatste naam in reserve te houden als mogelijke vervanger voor Hymenochaeta, want deze naam "is not determinable without an authentic specimen. The author himself says that perhaps it ought to be united with Eriophorum; but his description does not agree with any species of that genus. Nees sought to identify it with Scirpus grossus Linn., a plant still more at variance with Beauvois's character, imperfect as it is; and the name must now be altogether dropped" (BENTHAM 1881a: 363).

## 2. Gegevens per soort

1) Hymenochaeta grossa (L.f.) Nees

A. Bloemgestel: (MEERT 1978: 65-66, fig. 100-102)  
(FIG. 8.4.3)(\*A)

- Hoofd- en zijassen vertakken volgens een verdicht NVP, met soms een lichte aanzet tot PVP; de eerste internodia van de zijassen zijn gestrekt: anthelavorming; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn overal aanwezig en goed ontwikkeld.
- Een aartje is opgebouwd uit een groot aantal spiralig geplaatste glumae, die elk een 2sl bloemetje axilleren.
- Een 2sl bloemetje bestaat (vaak) uit 3+3 fijne glumellae, 3+0 meeldraden en een trimeer gynoecium; de glumellae zijn meestal langer dan het vruchtje.

Besluit: Scirpus-type, met een (samengestelde) anthela.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 312, fig. 36 A, sub Scirpus)  
(FIG. 8.4.3)

- De omtrek is omgekeerd driehoekig, met breed en vlak kottyl, afgeronde hoeken en licht ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 matig, basaal gericht;  
- wk is matig ontwikkeld, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, subbasaal waarneembaar door de sterk asymmetrische uitgroei van het koleoptiel, en staat // b1.

Besluit: Schoenoplectus-type, matig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 473, 477-478, 482, 485, sub Scirpus).
- GOVINDARAJALU (1976: 22-24, pl. 2.4, 4.6, sub Scirpus).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Amang Atjil 2310, Borneo (L)
- J. Jeswiet 712, Java (WAG)
- A. Kneucker 220, Sumatra (GENT)
- E.D. Merrill B.S. 515, Filippijnen (GENT)
- J. van Borssum Waalkes 1458, Sumatra (L)
- S.J. van Ooststroom 13016, Java (BR)
- J. Voigt s.n., 1834-1841, Indië (BR)

## 3. Bespreking

Door het embryotype komt dit genus ontegensprekelijk dicht bij Schoenoplectus te staan, waarmee het trouwens meestal is verenigd, al dan niet in Scirpus s.l.! De differentiërende kenmerken zijn samengevat in tabel 8.4.1.

Deze soort verschilt dus zowel van Schoenoplectus (goed ontwikkelde bladlamina, bloemgesteltype, primaire bracteae), als van Bolboschoenus (stengeldoorsnede, bebladering, embryotype). Verder heeft SCHUYLER (1971a: 38, fig. 99-100) gekonstateerd dat ook de vruchtwandversiering aanzienlijk verschilt van die van Schoenoplectus, en dezelfde auteur (SCHUYLER 1971b: 583) vermeldt een anatomie van de bladlamina die goed lijkt op die van Bolboschoenus. HAINES & LYE (1971: 480) zien dit genus omwille van een aantal oorspronkelijke kenmerken als een voorloper van Schoenoplectus, waarmee we akkoord kunnen gaan, maar zij stellen dat dit wellicht is verlopen over Bolboschoenus, en dit lijkt me minder goed mogelijk, aangezien dit laatste genus diverse hooggeëvolueerde eigenschappen in zich verenigt; hoogstens kan zich een vroege voorouder van Bolboschoenus op de weg van de vroegere Hymenochaeta naar Schoenoplectus hebben bevonden. BEETLE (1946: 660-661) wijst eveneens op het duidelijk primitieve karakter van deze soort.

Besluitend kunnen we stellen dat deze soort noch in Schoenoplectus, noch in Bolboschoenus kan worden ingesloten zonder deze resp. genera inhomogeen te maken, waardoor een afzonderlijke generische status inderdaad aangewezen lijkt.

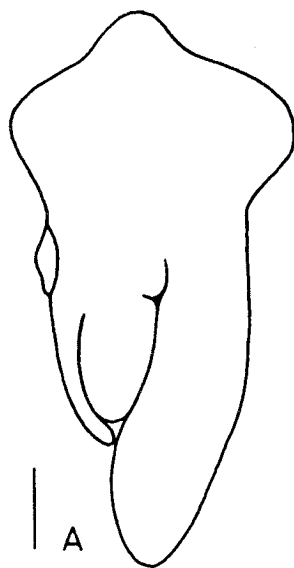


FIG. 8.4.4

Pseudoschoenus inanis (Thunb.) Oteng-Yeboah -A: embryo, sagittaal. (A: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 36B).



#### 4.4. Pseudoschoenus Oteng-Yeboah

---

##### 1. Taxonomie

Type: P. inanis (Clarke) Oteng-Yeboah

In dit geval gaat het om een soort die klassiek in Schoenoplectus werd geplaatst, maar door een ongewone habitus en bloemgestelvorm een verdacht buitenbeentje was. CLARKE (1908a: 113) heeft ze trouwens een eigen sectio Pseudoschoenus binnen Scirpus s.l. toegewezen; deze naam vormde een allusie naar de (oppervlakkige) gelijkenis met sommige Schoenus-soorten (bloemgestel, glumellae, vruchtvorm), maar zoals zal worden aangetoond wijzen de meer fundamentele eigenschappen overduidelijk naar een affiniteit met Schoenoplectus. Slechts recent is deze soort na een suggestie door VAN DER VEKEN (1965: 314) en LYE (1971c: 290) in een zelfstandig genus ondergebracht (OTENG-YEBOAH 1974a: 308-309), om nogal onduidelijke redenen. KOYAMA (1958: 289-290) heeft voorgesteld om deze soort bij Desmoschoenus aan te sluiten, maar dit steunt op een werkelijk zeer fragiele basis, die makkelijk kon worden ontkracht (VAN DER VEKEN 1965: 314).

##### 2. Gegevens per soort

###### 1) Pseudoschoenus inanis (Clarke) Oteng-Yeboah

A. Bloemgestel: (CLARKE 1898: 233-234; SCHÖNLAND 1922: 40, pl. 41)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae hebben een gesloten bladschede, profyllen zijn wellicht overal aanwezig; de laagste bractea is kort en niet opvallend stengelachtig.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP; ook hun bracteae hebben een gesloten bladschede, en profyllen zijn wellicht overal aanwezig.
- Een aartje is opgebouwd uit een groot aantal spiralig geplaatste glumae, elk met een 1- of 2-sl bloemetje (de soort gaat door voor polygaam).
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3(0) glumellae, retrors ruw, 3+0 meeldraden en een trimeer gynoecium.

Besluit: Scirpus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 314, fig. 36 B) (FIG. 8.4.4)

- De omtrek is min of meer paddestoelvormig, met matig verbreed, maar sterk umbonaat kotyl.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 matig, basaal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, sublateraal waarneembaar door de zeer sterk asymmetrische uitgroei van het koleoptiel, // b1.

Besluit: Schoenoplectus-type, matig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- OTENG-YEBOAH (1974a: 309).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Burchell 1387, Zuid-Afrika (K)
- Drège s.n., 1830, ibid. (P)

### 3. Bespreking

Door de combinatie van het goed ontwikkelde Schoenoplectus-type embryo, de lacunaire stengelanatomie, de sterk gereduceerde bladeren komt deze soort dicht bij het genus Schoenoplectus in de tribus Fuireneae. Maar kan ze ermee worden verenigd?

Vooreerst is er de opvallend afwijkende bloeistruktuur, met een open terminaal pluimvormig bloemgestel en polygamie. Dan is ook het embryo enigszins afwijkend van alle andere in dit opzicht bekende Schoenoplectus-soorten, door het weinig verbrede kotyl, dat daarenboven sterk umbonaat is.

Een insluiting maakt Schoenoplectus bijgevolg minder homogeen en moeilijker te omschrijven, en zou maken dat deze nu opvallende soort weer vergeten geraakt. Tot een gedetailleerde studie het tegendeel bewijst, houden we daarom deze soort afzonderlijk in haar eigen, monotypisch genus.

#### 4.5. Schoenoplectus (Reichenb.) Palla, nom. cons.

---

##### 1. Taxonomie

Type: S. lacustris (L.) Palla

Dit genus vormt nu een van de grootste segregaten uit de vroegere Scirpus s.l. Reeds vroeg en ook herhaalde malen was gepoogd om dit taxon als een zelfstandig genus ingang te doen vinden, maar de meeste van deze namen waren onvoldoende geargumenteed bij hun oprichting en raakten vergeten. Slechts PALLA (1888a: 49) is erin geslaagd om zijn Schoenoplectus goed te verkopen, zodanig zelfs dat deze naam tegenover enige vroegere is gekonserveerd, nl. Heleophylax P. Beauv. ex Lestib., Hymenochaeta P. Beauv. ex Lestib. (indien in Schoenoplectus ingesloten, hier niet!) en Elytrospermum C.A. Mey. (= sectio Pterolepis).

Twee andere oudere namen, Pterolepis Schrad. en Malacochaete Nees zouden niet beschikbaar zijn; de eerste inderdaad niet omwille van de konservering van een later homonym, Pterolepis Miq. De tweede was een overbodige naam (nomen superfluum) omdat de typesoort van Pterolepis in Malacochaete werd opgenomen (NEES 1842: 292). Eigenlijk is dit laatste bezwaar nu vervallen, vermits Pterolepis Schrad. nu verworpen wordt, waardoor Malacochaete Nees een perfecte substituuтнаam voor Pterolepis is geworden. Malacochaete Nees lijkt me dus in principe zonder probleem bruikbaar hiervoor (VOSS 1983: 64), hoewel de recent weer goed ingeburgerde naam Schoenoplectus bij voorkeur moet worden gekonserveerd, ook tegenover de nu opnieuw beschikbaar gekomen naam Malacochaete. Tenslotte is er nog Heleogiton Schult., gepubliceerd als synoniem voor "Heleophila P. Beauv. ex Lestib., nomen mutandum, cum jam sit Heliophila" (SCHULTES 1824: 2), dus een nom. nov. berustend op een foutieve orthografie! Vermoedelijk zal dus ook deze naam als nom. rej. bij de lijst naast Schoenoplectus moeten worden bijgevoegd.

Het recente, veralgemeende aanvaarden van Schoenoplectus als genus, is te danken vooral aan de embryografische argumenten aangebracht door VAN DER VEKEN (1965: 314-316): alle soorten die in Schoenoplectus (of in een van de kleinere, nauw verwante genera) thuishoren, blijken gekenmerkt door een embryo met een opvallende paddestoelvorm, het Schoenoplectus-type (bij VAN DER VEKEN zelf: Scirpus-type). Daarmee was ook een oud probleem van de baan, nl. de insluiting van Schoenoplectus in Iso-

Tabel 8.4.3 : Indeling van Schoenoplectus s.l., met typesoorten

Type	CLARKE 1908a	BEEBLE 1941b, 1943, 1944	KOYAMA 1958	LYE 1971a, 1971b	OTENG-YEBOAH 1974b	RAYNAL 1973, 1976b, 1976c
<b>Schoenoplectus</b>	<b>Scirpus</b>	<b>Scirpus</b>	<b>Scirpus</b>	<b>Schoenoplectus</b>	<b>Schoenoplectus</b>	<b>Schoenoplectus</b>
S. lacustris	sectio Eu-Scirpus		sectio Actaeogeton	subgenus Schoenoplectus		
S. mucronatus	* Mucronatae	sectio Actaeogeton	series Actaeogeton	sectio Actaeogeton	subgenus Actaeogeton	sectio Actaeogeton
S. supinus	* Mucronatae	sectio Actaeogeton	series Actaeogeton	sectio Actaeogeton	subgenus Actaeogeton	sectio Supini
S. lacustris	** Lacustres	sectio Pterolepis series Lacustres	series Lacustres	sectio Pterolepis	subgenus Schoenoplectus	sectio Schoenoplectus
S. littoralis	*** Littorales	series Eupterolepis	series Littorales	sectio Pterolepis	subgenus Schoenoplectus	sectio Pterolepis
S. etuberculatus	** Lacustres	sectio Schoenoplectus	sectio Bolboschoenus series Malacogeton	?	subgenus Malacogeton	?
<b>Hymenochaeta</b> H. grossa	** Lacustres	sectio Hymenochaeta	sectio Actinoscirpus	?	?	?
<b>Bolboschoenus</b> B. maritimus	** Lacustres	sectio Reigera	sectio Bolboschoenus series Bolboschoenus	subgenus Bolboschoenus	<b>Bolboschoenus</b>	<b>Bolboschoenus</b>

lepis (zie genus 7.2.) of omgekeerd, want Isolepis-soorten konden habitueel wel eens op Schoenoplectus lijken, vooral door hun dicht, pseudolateraal bloemgestel. VAN DER VEKEN (1965: 308-310) kon echter aantonen dat bij Isolepis een sterk verschillend embryotype de regel was, en beide genera kunnen makkelijk en zuiver van elkaar worden gescheiden. Het afscheiden van genera als Hymenochaeta, Bolboschoenus en Pseudoschoenus wordt onder deze respektievelijke namen behandeld.

Binnen dit grote en wereldwijd verbreide genus zijn van oudsher, ook al in Scirpus s.l., een aantal subgenera, resp. sectiones beschreven. Door de vroegere niet verplichte formele aanduiding van typesoorten, is wel wat verwarring hierrond ontstaan, ook voor de type-sectio zelf. Schoenoplectus lacustris (L.) Palla is nu in STAFLEU (1978: 303) wel als type aangeduid, maar deze soort fungeerde vroeger ook wel eens als type voor Scirpus sectio Scirpus (BRITTON & BROWN 1913), terwijl voor Scirpus sectio Schoenoplectus ook wel Scirpus americanus Pers. als type is aangeduid (BEETLE 1943: 395).

In tabel 8.4.3 worden enkele systemen van infragenerische verdeling van Schoenoplectus met elkaar vergeleken. RAYNAL (1976b: 538 & 1976c: 130) geeft een voorlopige indeling en een beknopte karakterisatie van de sectiones die worden erkend: 1) zodevormende planten a) met goed ontwikkelde glumellae, zonder amfikarpie: sectio Actaeogeton, b) meestal zonder glumellae, met potentiële amfikarpie: sectio Supini; 2) planten met een kruipend rizoom a) met ruwe glumellae: sectio Schoenoplectus, b) met geveerde glumellae: sectio Pterolepis. KOYAMA (1963: 1108-1109, fig. 1) en WILSON (1981a: 159) wijzen erop dat deze schijnbaar eenvoudige indeling een oververeenvoudiging van de realiteit betekent, want diverse soorten, zoals S. lineolatus (Franch. et Sav.) Koy. en S. californicus (C.A. Mey.) Sojak zijn moeilijk in dit systeem te plaatsen, of vormen een overgang tussen twee sectiones.

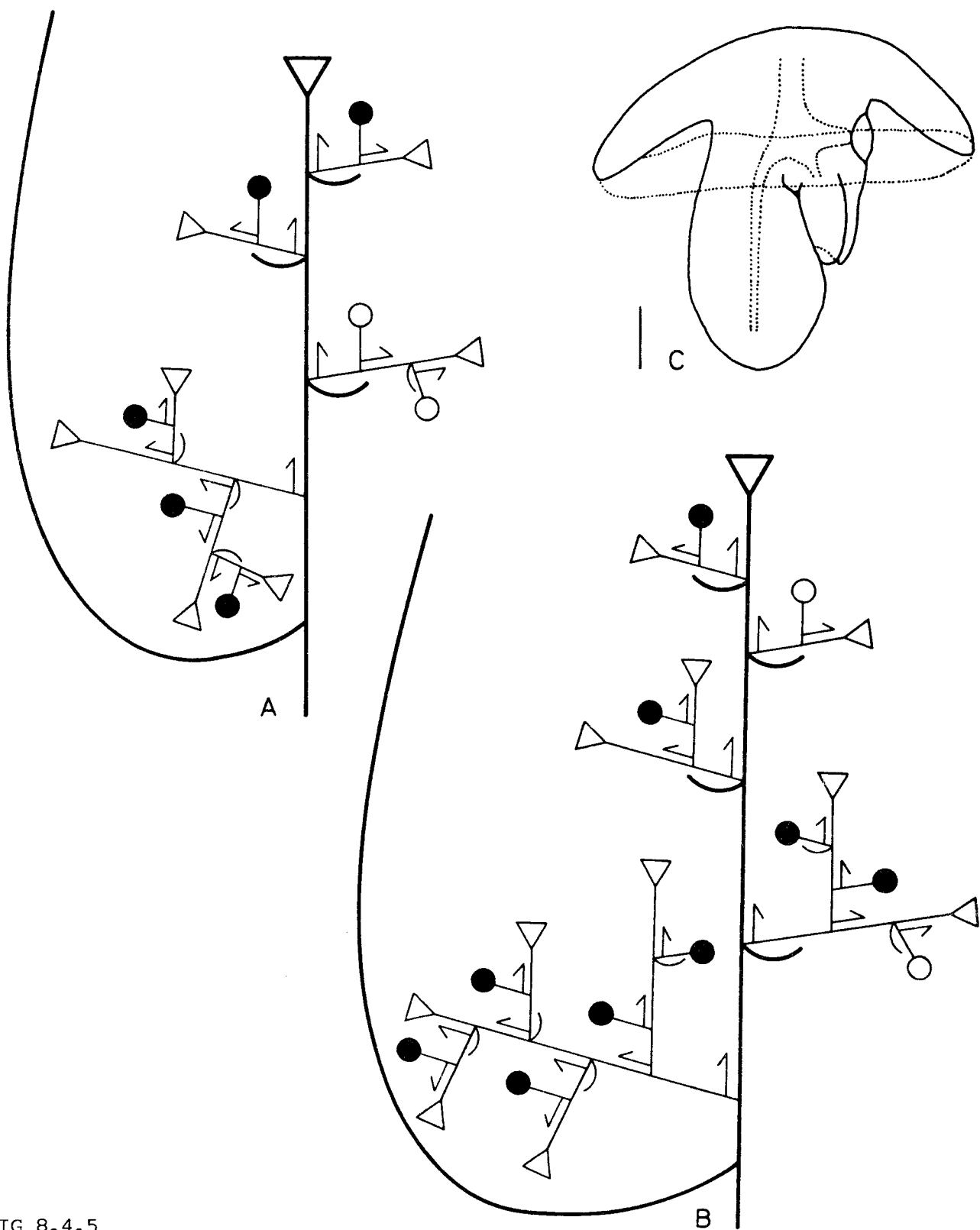


FIG 8.4.5

*Schoenoplectus corymbosus* (Roem. et Schult.) J. Rayn. -A: bloemgestel, zijzicht. (A: Symoens 12505, GENT).

*Schoenoplectus junceus* (Willd.) J. Rayn. -B: bloemgestel, zijzicht. -C: embryo, sagittaal. (B-C: Faulkner 1244, BR).

## 2. Algemene gegevens

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.4.5)(\*A)

- De hoofdas is vertakt volgens een dicht NVP, zelden niet vertakt; de laagste bractea is meestal zeer goed en stengelachtig ontwikkeld en ligt in het verlengde van de stengel; profyllen zijn overal aanwezig.
- De zijassen vertakken zich -in voorkomend geval- meestal volgens een gemengd PVP-NVP, met kleine bracteae zonder gesloten bladschede, en met duidelijke profyllen; soms is hun eerste internodium gestrekt, tot vorming van een anthela.
- Een aartje is opgebouwd uit een wisselend aantal min of meer spiralig (zelden distich?) geplaatste glumae, waarvan de meeste een 2sl bloemetje axilleren.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit (0)3+(0)3 glumellae, die al of niet goed ontwikkeld kunnen zijn (min of meer sectio-gebonden), (1)3+0 meeldraden, en een trimeer, zelden dimeer gynoecium zonder gedifferentieerde stijlbaasis.

Besluit: Schoenoplectus-type.

B. Embryo: (DIDRICHSEN 1894: 3, fig. 4 A,B; SCHNEIDER 1932: fig. 7-8; VAN DER VEKEN 1965: 314-316, fig. 36-37; SHAH & NEELAKANDAN 1971: fig. 70, alle sub Scirpus) (FIG. 8.4.5)

- De omtrek is meestal uitgesproken paddestoelvormig, door het zeer breed en min of meer convex uitgegroeide kotyl, zelden is dit kotyl slechts matig verbreed.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 matig tot goed, basaal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, lateraal gelegen.
- Frontaal: - ks is spleetvormig tot smal ellipsvormig, sublateraal waarneembaar door de sterk asymmetrische uitgroei van het koleoptiel, en is // b1.

Besluit: Schoenoplectus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 572-573, sub Scirpus).
- PALLA (1889: 298-299, 301, Taf. 1, Abb. 6).
- MONOYER (1933: 38-64, pl. 7-11, 80-82, pl. 16, sub Scirpus).
- CHERMEZON (1937: 139, 146, 151, 154, 155, sub Scirpus).
- METCALFE (1971: 456-471, fig. 61-62, sub Scirpus).
- GOVINDARAJALU (1976: 15-18, 24-29, 31-34, pl. 1, 2, 4, sub Scirpus).
- BERTON (1977: 3, fig. 6).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- S. americanus (Pers.) Volkart:  
P. Goetghebeur 4753, Argentinië (GENT)  
Pl. Exs. Gray. 490, USA (BR)
- S. articulatus (L.) Palla:  
M.F. Correia & A. Marques 308, Mozambique (WAG)
- S. californicus (C.A. Mey.) Sojak:  
A.R. Cuezso 1143, Argentinië (WAG)  
W.J. Eyerdam c.s. 23393, ibid. (K)
- S. corymbosus (Roem. et Schult.) J. Rayn.:  
P. Goetghebeur 4484, Zuid-Afrika (GENT)
- S. dissachanthus (S.T. Blake) J. Rayn.:  
A.J. Hicks 114, Australië (K)
- S. etuberculatus (Steud.) Sojak:  
R. Britt s.n., 1960, USA (BR)  
A. Radford 15549, ibid. (U)
- S. junceus (Willd.) J. Raynal:  
Berhaut 1796, Senegal (GENT)  
H.G. Faulkner 1244, Tanzania (BR)
- S. juncoides (Roxb.) Krecz.:  
W. Meijer 5683, Sumatra (L)  
van Borssum Waalkes 2096, ibid. (L)  
R.G. Vaughan B.41, Mauritius (K)
- S. lateriflorus (Gmel.) Lye:  
Berhaut 2625, Senegal (GENT)  
M.F. Correia & A. Marques 3082, Mozambique (WAG)  
J. Lewalle 5458, Burundi (BR)
- S. leucanthus (Böck.) J. Raynal:  
O.H. Volk 12327, Namibië (BR)
- S. mucronatus (L.) Palla ex Kerner:  
van Royen 3969, Nieuw-Guinea (L)  
Womersley & Hoogland 4960, ibid. (L)



- S. muricinux (Clarke) J. Raynal:  
P.Goetghebeur 4384, Zuid-Afrika (GENT)  
O.H. Volk 12330, Namibië (BR)
- S. paludicola (Kunth) Palla ex J. Raynal:  
J. Acocks 16261, Zuid-Afrika (K)
- S. rhodesicus (Podlech) Lye:  
P. Greenway 5754, Zambia (K)
- S. roylei (Nees) Ovczinn. & Czukav.:  
Berhaut 1578, Senegal (GENT)  
K. Santapau 16745, Indië (K)
- S. smithii (A. Gray) Palla:  
A. Kneucker Cyp. Exs. 190, USA (GENT, L)
- S. subulatus (Vahl) Lye:  
D. van der Ben 362, Zaïre (BR)
- S. triqueter (L.) Palla ex Kerner:  
R.R. Stewart 26916, Indië (K)
- S. validus (Vahl) Löve:  
E.F. Constable NSW 16488, Australië (K)
- S. vohemarensis (Cherm.) J. Raynal:  
Perrier 17321, Madagascar (K)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- RAYNAL (1976c) heeft in een belangrijk werk over Schoenoplectus sectio Supini en hun potentiële amfikarpie interessante bedenkingen gegeven over dit verschijnsel, o.a. bij drie endemen uit Madagascar. Bij de meeste soorten is per stengel slechts 1 basicaul, trimeer vr bloemetje aanwezig, geaxilleerd door het hoogste basale blad, maar bij de vermelde drie, S. reductus (Cherm.) J. Rayn., S. aberrans (Cherm.) J. Rayn. en S. perrieri (Cherm.) J. Rayn. zijn er vooreerst 2 of meer aanwezig en deze bloemetjes zijn altijd dimeer; hun "normale" bloemgestel is gereduceerd tot 1 enkel pseudolateraal aartje, dat zelf ook sterk gereduceerd en zelfs volledig afwezig kan zijn! De beschrijvingen bij CHERMEZON (1921: 423-424, 1931a: 193-195 & 1937: 150-151, fig. 13-14) stemmen echter niet goed overeen met die van RAYNAL (1976c: 120-127, 152, pl. 3). Materiaal van deze soorten heb ik niet kunnen bestuderen, zodat voorlopig wordt afgezien van een uitspraak hieromtrent. Zeker is nochtans dat deze drie soorten een welomschreven hooggeevolueerd taxon binnen de sectio Supini vormen en misschien wel een eigen sectio (of meer?) verdienen. Embryografische gegevens ontbreken echter eveneens, zodat ook hier niets met zekerheid kan worden gesteld.

## B. Embryo:

- Enkele soorten wijken in embryografisch opzicht enigzins af van de typische Schoenoplectus. Zo zijn daar twee uitwendig morfologisch op elkaar lijkende soorten S. rhodesicus (Podl.) Lye en S. lineolatus (Franch. & Savat.) Koy., die een embryo met een umbonaat kotyl vertonen, hoewel de gelijkenis verder niet echt uitgesproken kan worden genoemd (VAN DER VEKEN 1965: fig. 36 C-E). Beide soorten vormen wellicht een eigen sectio binnen Schoenoplectus, verwanten zijn me niet bekend. Binnen Scirpus was reeds een naam beschikbaar, want PODLECH (1961: 118) heeft met als type Scirpus rhodesicus Podl. een sectio Pseudofuirena beschreven.
- De sectio Pterolepis is, voor zover bestudeerd, ook embryografisch goed te onderscheiden van de groepjes, door het opvallend ellipsvormige kotyl, in tegenstelling tot de (zeer) breed driehoekige vorm bij de andere embryo's. Ook S. californicus (C.A. Mey.) Sojak hoort hier bij, hoewel het kotyl iets minder breed is. De sectio Supini staat blijkbaar dicht bij sectio Schoenoplectus, slechts door de lichtjes overgebogen kotylrand kunnen ze worden onderscheiden.
- Merkwaardig is de vermelding en wat onnauwkeurige illustratie in BURNETT (1835: 354, fig. s.n.): "Unlettered figure, a section of the seed of Scirpus supinus, showing the Albumen, including the Embryo".

## C. Vegetatieve anatomie:

- Vermeldenswaard is zeker de poging van PALLA (1889: 301) om Scirpus in al zijn geledingen op te splitsen en die genera te laten determineren d.m.v. een sleutel gebaseerd op anatomische verschillen; bij de bespreking van de afzonderlijke taxa maakt hij evenwel ook melding van enige makromorfologische verschillen die toen reeds bekend waren.

## 4. Bespreking

Schoenoplectus kan eenvoudig uit Scirpus s.l. worden weggehaald, zoals aangetoond, door een combinatie van morfologische, anatomische en embryografische kenmerken. Uit de embryografie blijkt zelfs duidelijk dat dit genus helemaal niet dicht bij Scirpus kan worden geplaatst, maar eerder met Fuirena, Bolboschoenus, Hymenochaeta en Pseudoschoenus een groep van nauw verwante genera vormt. In deze tribus stelt het een hooggeëvolueerd taxon voor, wat door volgende kenmerken wordt aangetoond:

bladeren gereduceerd,  
bloemgestel pseudolateraal,  
glumellae gereduceerd,  
basikarpie sterk ontwikkeld,  
embryo bijzonder goed gedifferentieerd.

Binnen het genus kunnen ook enkele groepen makkelijk worden onderscheiden, op grond van diverse kenmerken, zoals bvb. 1) de vruchtwandversiering die toelaat de sectiones Supini en Schoenoplectus als groep te herkennen (SCHUYLER 1971a: 36-38), 2) de embryografie waardoor sectiones Schoenoplectus en Pterolepis zich laten opmerken, 3) de (potentiële) amfikarpie, zeer kenmerkend voor de sectio Supini (\*A). Overgangsoorten worden weliswaar vermeld door verschillende auteurs. KOYAMA (1963: 1108-1109, fig. 1) beschrijft de glumellae van S. californicus die min of meer de overgang tonen van de typische geveerde Pterolepis-vorm naar de ruwe Schoenoplectus-vorm. RAYNAL (1976c: 139) ziet S. dissachanthus (S.T. Blake) J. Rayn. als de soort uit de sectio Supini die het dichtst bij het ontstaan uit sectio Actaeogeton staat, bij S. juncooides (Roxb.) Krecz.; hierbij wordt hij nog gesteund door een interessant fytogeografisch gegeven. WILSON (1981a: 159) tenslotte heeft het over de niet bevredigende infragenerische indeling van Schoenoplectus, in het bijzonder voor S. lineolatus (Franch. et Sav.) Koy., die met zijn goed ontwikkeld rizoom en ruwe glumellae eerder in de sectio Schoenoplectus zou thuishoren, maar habitueel en embryografisch beter aansluit bij de sectio Actaeogeton en daar ook meestal wordt geplaatst (zie echter Aanvullingen-embryo).

Besluitend kunnen we stellen dat de diverse infragenerische taxa wellicht grotendeels homogene, natuurlijke groepen voorstellen, maar nog niet volledig zijn uiteengegroeid. Om ze duidelijker dan nu het geval is te kunnen definiëren, zijn meer kenmerken vereist, en een monografische studie van het genus dringt zich op, te meer daar nog van enkele randgevallen onvolgende is bekend over hun taxonomische positie.



## 5. Eleocharideae Goetghebeur

---

### 1. Overzicht der genera

1. Eleocharis R.Br.: (200) kosmopoliet, vooral Z-Am.
2. Egleria L.T. Eiten: (1) S. Venez., N. Braz.
3. Websteria S.H. Wright: (1) tropen en lokaal subtropen

### 2. Sleutel tot de genera

- 1A. Top van een niet vertakt stengeldeel niet bedekt door schubjes; aartjes 1-bloemig met twee grote glumae, 9-12 mm lang; stengel vertakt aan de basis, de takken met schijnkransen van fijnere stengels aan de top, die zelf weer schijnkransen van nog fijnere stengeltjes kunnen dragen, enz. .... 3. Websteria
- B. Top van een niet vertakt stengeldeel steeds bedekt door rudimentaire schubjes; aartjes met meer bloemetjes, soms met slechts 1, maar dan met veel kleinere glumae; alle stengels ontspringen uit een rizoom, of de hoofdas is goed te onderscheiden van de zijassen ..... 2
- 2A. Aartjes 1-veelbloemig; laagste gluma nooit schedevormig rond het aartje toegegroeid, zeer zelden fertiel ..... 1. Eleocharis
- B. Aartjes 1-veelbloemig; laagste gluma schedevormig rond het aartje dichtgegroeid, fertiel; slechts enkele robuuste, (sub)terminale takken fertiel ..... 2. Egleria

## 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

Door enige opvallende kenmerken wordt deze nieuwe tribus vrij eenvoudig van verwante taxa onderscheiden (GOETGHEBEUR 1985: 629-630):

- 1) Het bloemgestel is altijd gereduceerd tot één enkel aartje dat terminaal op een meestal gestrekte bloeistengel staat; minder frekwent blijft de bloeistengel kort, en zit het aartje verborgen tussen de massa stengels aan de basis van de plant. In principe draagt elke stengel een aartje, maar bij veel stengels komt dit niet tot ontwikkeling en zijn slechts enkele gereduceerde schubjes waarneembaar (EITEN 1969: fig. 41-44), behalve bij Websteria, waar slechts enkele dikkere stengels een goed ontwikkeld aartje en de andere, dunne stengels een naakte top bezitten (EITEN 1976b: fig. 203).
- 2) De laagste "gluma" van het aartje is er een van bijzondere aard. EITEN (1976b: 157) heeft er terecht de nadruk op gelegd dat deze "gluma" nooit -in feite, heel zelden- een bloemetje axilleert, maar daarentegen in veel gevallen een zijtak of een reeks zijtakken draagt, die al of niet tot normale ontplooiing komen, daarom wordt deze "gluma" met de term "associated scale" of zoals hier met "geassocieerde bractea" aangeduid; wellicht is dit kenmerk potentieel bij alle soorten aanwezig.  
Indien deze zijtakken uitgroeien, is van het aartje s.s. vaak slechts een lege gluma ontwikkeld. Niettegenstaande EITEN (1976b: 157) dit kenmerk vermeldt voor "...Eleocharis and its derived genera...", kan hier toch gewezen worden op een duidelijke tegenspraak met haar beschrijving van Egleria fluctuans L.T. Eiten: "...all glumes, including the lowest, fertile..." (EITEN 1964: 482) hoewel dit genus volgens haar (o.c.: 483) duidelijk verwant is met Eleocharis en Websteria. Ook PALLA (1889: 299) heeft een onderscheid gemaakt tussen de "Tragblätter" en het "Hochblatt" dat in het volgroeide aartje sterk op de eerste gluma gaat lijken; zo ook KOYAMA (1961: 71) wanneer hij het heeft over een "...terminal spikelet with a small scale-like bract...". Hoogst zelden zou als bloemgestel een vertakt "aartje", d.w.z. een aar zijn aangetroffen (MORA 1960: 279), zelf hebben we dit nooit waargenomen.
- 3) De bladeren hebben eveneens een afgeleide vorm aangenomen en zijn herleid tot een gesloten schede rond de stengel; vaak worden aan de stengelbasis twee elkaar omgevende buisvormige bladscheden aangetroffen, minder frekwent 1 of 3 (PALLA 1889: 299; EITEN 1976b: 135).

- 4) Bij Eleocharis-soorten met gestrekt rizoom is de sympodiale groei van dit orgaan bijzonder opmerkenswaard. Het rizoom loopt rechtdoor en de bloeistengels lijken zijdelings, afwisselend links en rechts, maar in werkelijkheid beëindigt elke bloeistengel een hoofdas van de orde  $n, n+1, n+2, \dots$ . Dit is te merken aan het schedevormig gesloten profyl rond de basis van elk nieuw rizoominternodium; deze zijassen met hun profyl staan niet in de oksel van een gewone bractea, maar worden geaxilleerd door het profyl van de vertakking van lagere orde; dit alles is in tegenspraak met de beschrijving door EITEN (1976b: fig. 110-111), waarmee we dus duidelijk niet akkoord gaan. Anderzijds is haar opmerking (EITEN 1964: 483, fig. 1) over de gelijkwaardigheid (i.c. homologie) van het rizoom van Eleocharis en de "hoofdstengel" van Egleria terdege korrekt: bij deze laatste liggen bundels "zijstengeltjes" (steriel geworden bloeistengels) afwisselend links en rechts van de "hoofdstengel" (vlottend rizoom) en net boven de inplantingsplaats van de bundels is deze "hoofdstengel" omgeven door een schedevormig gesloten bladachtig orgaan (profyl). Dit soort vertakking komt in feite neer op een bijzondere vorm van het profylvertakkingspatroon, zoals mooi beschreven en geïllustreerd door WALTERS (1950: 1-5, fig. 14), MORA (1960: 274-278, fig. 16) en TROLL (1964: fig. 321). (FIG. 8.5.2)(\*A)
- 5) Ook door de embryovorm (Eleocharis- of Websteria-type) worden de genera uit deze tribus uitstekend afgescheiden van alle andere. VAN DER VEKEN (1965: 329-332, fig. 40 A-P, 41 A) beschouwde ze als een variant van het Fimbristylis-type, omwille van de resp. basale en laterale plaats van  $b_1$ - $b_2$  en  $w_k$ , gekombineerd met de brede ellipsvorm van  $k_s$ , met de grootste as loodrecht op  $b_1$  en waar  $b_1$  steeds duidelijk uit steekt. Het komt ons voor dat bij een kiem-"spleet" met dergelijke brede vorm de stand van de langste as t.o.v.  $b_1$  van secundaire betekenis is: in het bijzonder door een uitpuilend  $b_1$  wordt een vervormd beeld en niet de werkelijke stand van de  $k_s$  verkregen. In die zin is het Eleocharis-type met zijn verbreed kotyl en sterk asymmetrisch ontwikkeld koleoptiel als een mooie semofyletische tussenvorm van het Schoenoplectus-type met smalle  $k_s$  evenwijdig aan  $b_1$  en het Fimbristylis-type met smalle  $k_s$  loodrecht op  $b_1$  te beschouwen, maar met eigen kenmerken, nl. een brede kiemspleet en een bijzonder goed ontwikkeld  $b_1$  dat reeds voor de kieming uit de  $k_s$  te voorschijn is getreden.
- 6) Anatomisch is het genus Eleocharis vrij eenvoudig te onderscheiden van de Scirpeae (PALLA 1889: 301) en Abildgaardieae (RAYNAL 1973: pl. 8); over Websteria en Egleria zijn, voor zover ons bekend geen anatomische gegevens gepubliceerd. Op te merken valt dat ook anatomisch enige Eleocharis-soorten zeer duidelijke affiniteiten vertonen met opnieuw Schoenoplectus (PALLA 1889: 299-300).

Als nauw verwant kan de tribus Abildgaardieae worden aangeduid, waartoe de Eleocharideae recent nog werden gerekend (RAYNAL 1973: pl. 8). Als één van de gemeenschappelijke kenmerken vermelden we een bijzonder type van stempelpapillen dat slechts in deze twee tribus zou (!) voorkomen (RAYNAL 1973: 147, fig. 2). De stijlbasis is heel vaak verbreed, of minstens verschillend in textuur en kleur van de vruchtwand; het bloemgestel is of kan bij diverse genera van de Abildgaardieae eveneens tot 1 terminaal aartje zijn gereduceerd, net zoals de bladeren die soms tot een buisvormige, stengelomvattende schede zijn herleid.

Zoals vermeld worden de Eleocharideae echter ook door sommige Fuireneae vrij dicht benaderd, omwille van de gelijkende embryovorm, bepaalde anatomische eigenschappen, de gereduceerde bladeren en de aanwezigheid van glumellae, hoewel het evenzeer om een konvergentie zou kunnen gaan. Recent werden ze trouwens door HAINES & LYE (1971: 480) tot de Fuireneae gerekend.

Tegenover een dergelijke situatie (een taxon dat door zijn kenmerken affiniteiten vertoont in twee verschillende richtingen) kan men twee houdingen aannemen: 1) de drie taxa worden versmolten tot één, wat m.i. veel verlies aan informatie als gevolg heeft, of 2) de drie taxa worden als zodanig of eenzelfde niveau erkend. Deze laatste houding is hier aangenomen, te meer daar de Eleocharideae een reeks originele kenmerken bezitten, die ze niet delen met de andere tribus.



## 5.1. Eleocharis R.Br.

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: Eleocharis palustris (L.) Roem. et Schult.  
(lectotypifiekatie door ?)

Bij BROWN (1810: 224-225) worden 8 Australische Eleocharis-taxa opgesomd, waarvan slechts één, E. capitata (L.) R.Br. met basionym. Daarenboven worden nog 12 andere extra-Australische taxa vermeld in een nota volgend op de generische beschrijving, maar bij deze namen dan is de formele nieuwe combinatie niet doorgevoerd. Als typesoort wordt door alle mij bekende auteurs E. palustris (L.) Roem. et Schult. aangewezen, vraag is alleen wie als eerste hiervoor verantwoordelijk kan worden gesteld.

Aangaande de korrekte spelling van deze genusnaam is reeds heel wat inkt gevloeid. BROWN (1810: 224) heeft de initiale letter H niet gebruikt, hoewel Heleocharis etymologisch ongetwijfeld meer verantwoord is en kort daarop door LESTIBOUDOIS (1819: 41) als eerste is gepropageerd; deze "gecorrigeerde" schrijfwijze is echter niet gekonserveerd en moet dus worden verworpen. De meeste auteurs beschouwen Eleocharis en Heleocharis als orthografische varianten waardoor de combinaties onder beide namen zonder wijziging van de auteurs kunnen worden gebruikt en onderhevig zijn aan de prioriteitsregel. Uitgebreider besprekingen worden gevonden bij ASCHERSON & GRAEBNER (1904: 289), SPRAGUE (1928: 352) en SVENSON (1929: 122-123).

In dit genus heeft BROWN (1810: 224-226) een vrij homogene soortengroep uit Scirpus s.l. overgebracht, die eenvoudig herkenbaar is aan het bezit van een bloemgestel met één enkel terminaal aartje, verder een blijvende stijlbasis die meestal verdikt is of minstens in textuur en kleur duidelijk van het vruchtje verschilt; tenslotte ook aan de bladeren, die hier in aantal gereduceerd zijn tot (meestal) twee per stengel, en ook in vorm beperkt zijn tot een nauwsluitende bladschede zonder lamina of hoogstens met een kort spitsje (\*A).

Een aantal genera, vaak monotypische, worden nu in Eleocharis ingesloten; de meeste ervan hebben trouwens niet lang stand weten te houden, of waren gebaseerd op slecht gekende soorten of soorten met een zeer lokale verspreiding. Enkele

hiervan worden verder behandeld, zoals Chamaegyne, Chillania, Helonema.

Chlorocharis Rikli is van Eleocharis afgesplitst op grond van een vermeende chlorocyperoidie anatomie (RIKLI 1895: 564, 574), maar dit kon later niet worden bevestigd (PALLA 1900a: 201; METCALFE 1971: 241).

Herhaaldelijk zijn nieuwe genera beschreven voor diverse Eleocharis-soorten (soms met bijmenging van wat Isolepis), maar behalve als occasionele naamgevers voor infragenerische taxa kunnen ze niet ten nutte worden gemaakt: Limnochloa P. Beauv. ex Lestib., Megadenus Rafin., Clavula Dum., Chaetocyperus Nees, Eleogenus Nees, Scirpidium Nees (deze laatste drie gelijktijdig gepubliceerd!), Trichophyllum Ehrh. ex House (oorspronkelijk een uninomen voor E. acicularis (L.) Roem. & Schult.!)). Een bijzondere in deze reeks is Bulbostylis Steven, een ouder homonym van maar verworpen tegenover Bulbostylis Kunth ex C.B. Clarke.

SUESSENGUTH (1943: 115) was er zich van bewust dat de plant die hij als Chamaegyne van een beschrijving voorzag, in diverse opzichten erg op Eleocharis leek, in habitus, vorm van de stijlbasis, buisvormig gesloten bladschede aan de voet van de stengel,... maar door het ontbreken van een "Perianth" rond het vruchtje, en omwille van het éénbloemige aartje hield hij deze soort uit Eleocharis. Zoals EITEN (1976b: 134-135) terecht opmerkt, houden deze twee argumenten geen steek: glumellae zijn niet altijd en bij alle Eleocharis-soorten aanwezig en eenbloemige aartjes komen bij verschillende soorten voor. In een buitengewoon gedetailleerde studie gaat ze dieper in op de morfologische structuur van de vegetatieve en generatieve delen van de plant en worden ook de homologierelaties korrekt gelegd. Uit haar analyse blijkt dat Eleocharis en Chamaegyne op geen enkele manier kunnen worden onderscheiden; slechts op soortsniveau door enkele kenmerken van het vruchtje verschilt dit taxon van andere Eleocharis-soorten. De formele overdracht als E. pygmaea (Suess.) L.T. Eiten had ze vroeger al uitgevoerd (1970: 273), en iets later (1972: 423) werd dit jonger homonym van E. pygmaea Torr. vervangen door de nieuwe naam E. chamaegyne L.T. Eiten.

Het materiaal waarop de beschrijving van het monotypisch genus Helonema is gebaseerd, is een ondergedoken watervorm van een cypergras dat door SUESSENGUTH (1943: 119) echter niet is herkend en door de onvolgroeide aartjes ook moeilijk met de gekende Eleocharis-soorten te vergelijken was. Daarom heeft EITEN (1970: 274-275 & 1976b: 140-157) op een van de loci classici toptype-materiaal verzameld en dit onder diverse kondities in kulturen opgekweekt, waardoor tenslotte goed ontwikkelde aartjes zijn bekomen en een identifikatie met Eleocharis minima Kunth mogelijk werd.

Na de oorspronkelijke beschrijving (ROIIVANEN 1933) is van het monotypisch genus Chillania blijkbaar nooit een min of meer gedetailleerde studie verschenen.

ROIIVANEN (1933: 1) heeft deze soort vergeleken met Eleocharis, Oreobolus en Juncaceae. Op grond van vrucht- en pollenkenmerken bleek dat de plant zeker tot de Cyperaceae hoorde, maar de auteur kende toen geen Rhynchosporae of Cyperoideae met éénbloemige aartjes en sterk gereduceerd "Perianthium" behalve Oreobolus (maar met goed ontwikkelde glumellae), waar zijn specimens door hun verschillend gebouwde vegetatieve delen en sterk gereduceerde "Blütenhülle" nochtans helemaal niet bij aansloten. De gelijkenis met Eleocharis werd niet verder uitgewerkt.

## 2. Algemene gegevens

### 1) Eleocharis R.Br. s.s.

#### A. Bloemgestel: (FIG. 8.5.1)(\*A)

- Elke stengel draagt terminaal een al of niet ontwikkeld aartje omgeven door een lang vastzittende geassocieerde bractea, die ofwel leeg is, of een vegetatieve scheut kan axilleren (LA RUE 1936: 109-110; MORA 1960: 271).
- Slechts bij enkele soorten (o.a. E. acicularis (L.) Roem. & Schult., E. atropurpurea (Retz.) Kunth) is dit laagste kafje fertiel en kan hiervoor de term gluma worden gebruikt (KERN 1974: 523). Deze uitzonderlijke toestand was ook reeds voor Egleriaesignaleerd (EITEN 1964: 482).
- De enkele tot talrijke glumae staan meestal spiralig rond de rachilla, en in principe axilleert elk een 2sl bloemetje; zelden staan de glumae (sub)distich (zie SVENSON 1957: 505, 509).
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 0-10 glumellae, 1-3 meeldraden en een tri- of dimeer gynoecium, dat een geartikuleerde, gedifferentieerde en meestal opvallend verdikte stijlbasis draagt bij rijpheid.

Besluit: Eleocharis-type.

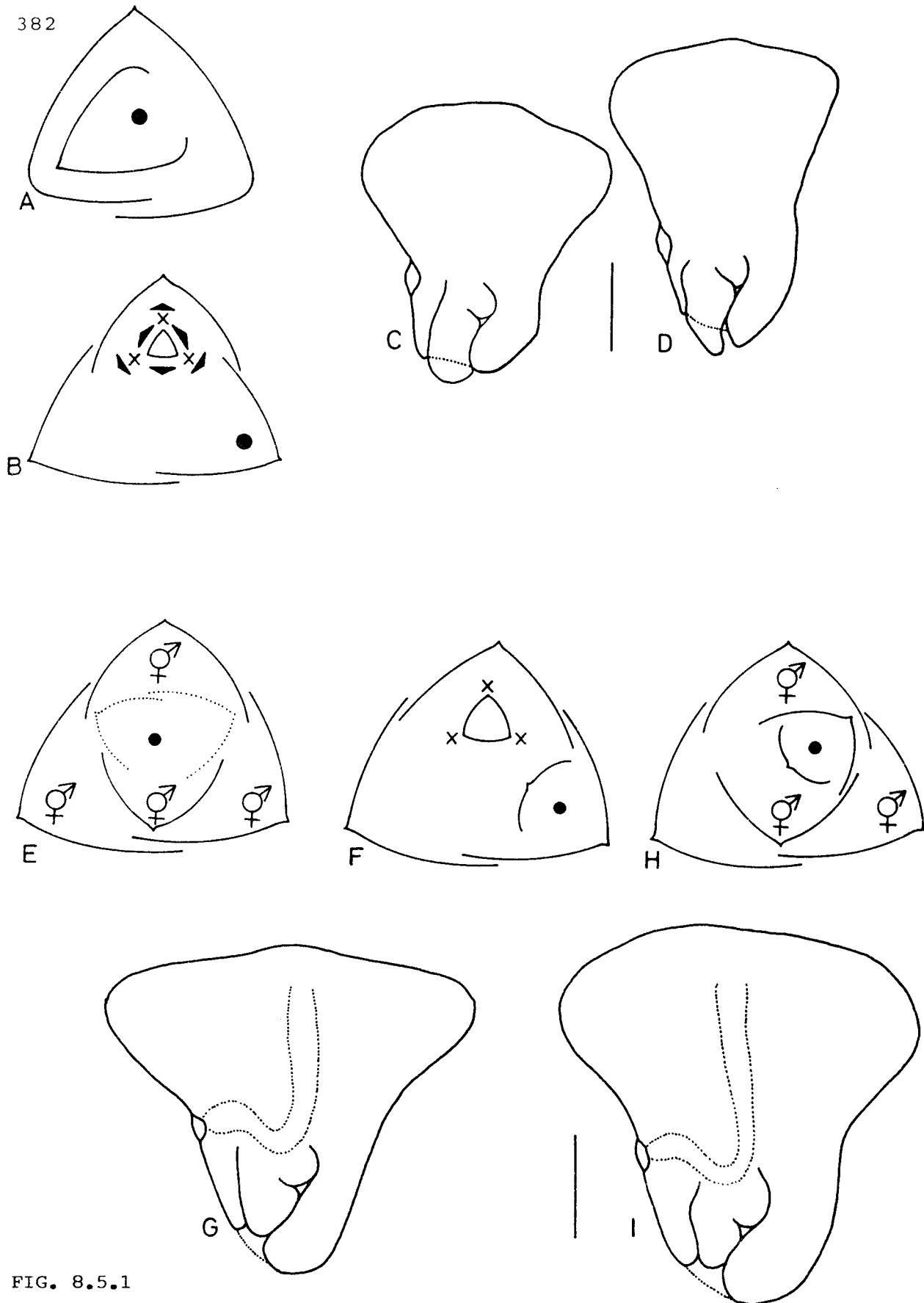


FIG. 8.5.1

*Chillania pusilla* Roiv. -A: stengeltop met niet ontwikkeld aartje, bovenzicht. -B: aartje, bovenzicht. -C-D: embryo, sagittaal. (A-D: Grau 1433, GENT).

*Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. -E: aartje, bovenzicht. (E: Aerts 76-71, GENT).

*E. caillei* Hutch. -F: aartje, bovenzicht. -G: embryo, sagittaal. (F-G: Caillé s.n., P).

*E. naumanniana* Böck. -H: aartje, bovenzicht. -I: embryo, sagittaal. (H-I: Chillou 766, P).

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 329, fig. 40 A-P)  
(FIG. 8.5.1)

- De omtrek is obovaat tot afgerond driehoekig met ingezonken flanken, door het sterk verbrede kotyl en het asymmetrisch ontwikkelde koleoptiel.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed en b2 goed ontwikkeld, basaal, b1 is uitpuilend doorheen ks;  
- wk is goed ontwikkeld, volledig tot half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks heeft zich min of meer rond de uitpuilende b1 gevormd, waardoor vorm en oriëntatie verstoord zijn geraakt en niet met zekerheid kunnen worden bepaald.

Besluit: Eleocharis-type.

C. Vegetatieve anatomie:

- PALLA (1889: 299-300, t. 1, fig. 7).
- RIKLI (1895: 564, 574).
- PFEIFFER (1927a: 121).
- MONOYER (1933: 73-75, pl. 16, sub Scirpus).
- CHERMEZON (1937: 204).
- METCALFE (1971: 237-241, fig. 32 G-K).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).
- GOVINDARAJALU (1975b: 584-595, fig. 1-3).
- BERTON (1977: 2, fig. 2).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- E. acicularis (L.) Roem. & Schult.:  
E. Hostie s.n., België (GENT)  
J. Aerts 76/55, ibid. (GENT)  
J. Aerts 76/71, ibid. (GENT)  
H. Stieperaere 1990, ibid. (GENT)
- E. caillei Hutch.:  
Caillé in A. Chevalier 14957, Guinée (P)
- E. dulcis (Burm. f.) Henschel:  
de Haan 1794, Molukken (K)
- E. melanocarpa Torr.:  
M.L. Fernald in Pl. Exs. Gray 327, USA (BR)

- E. nana Kunth: Oldenburger c.s. 156, Suriname (U)
- E. naumanniana Böck.: A. Berhaut 1802, Senegal (P)  
J. Chillou 766, Guinée (P)
- E. palustris (L.) Roem. & Schult.:  
L. Vanhecke 6063, België (BR)
- E. retroflexa (Poir.) Urb.: A. Cook 23, Br. Guyana (K)  
Lörzing 16679, Sumatra (L)
- E. subtilissima Nelmes: H. Dinklage 3272, Liberia (BR)
- E. vivipara Link: F.L. Fernald c.s. 15211, USA (BR)

## 2) Chamaegyne Suessenguth

### A. Bloemgestel: (naar EITEN 1976b: 128-140, fig. 22-52)

- Elke stengel draagt terminaal een al of niet ontwikkeld aartje, omgeven door een geassocieerde bractea (zie Eleocharideae-bespreking).
- De bloeistengel kan kort blijven of zich strekken.
- Een gesteeld aartje bestaat uit slechts 1 gluma, omgeven door een lege geassocieerde bractea; de gluma draagt gewoonlijk een m bloemetje met 2-3 meeldraden, minder vaak een 2sl bloemetje met 1-2 meeldraden en een driekantig vruchtbeginsel. Indien het aartje niet ontwikkeld is, d.w.z. als de gluma leeg is, kan zich in de oksel van de geassocieerde bractea een reeks stengels van steeds hogere orde ontwikkelen d.m.v. het hier gewone eleocharidoïde PVP.
- Een zittend aartje bestaat eveneens uit slechts 1 gluma, omgeven door een lege geassocieerde bractea; de gluma draagt een 2sl bloemetje met een driekantig vruchtbeginsel en 1-2 meeldraden, zelden een vr bloemetje.
- Het aantal organen van bladnatuur en hun geaxilleerde structuren op de korte as onder het zittende aartje lijkt enigszins variabel.

Besluit: Eleocharis-type.

### B. Embryo: geen vruchtjes beschikbaar.

### C. Vegetatieve anatomie:

- SUESSENGUTH (1952).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

### D. Bestudeerd materiaal: \_\_\_\_

3) Chillania Roivanen

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.5.1)(\*A)

- Elke stengel draagt terminaal een al of niet ontwikkeld aartje, omgeven door een geassocieerde bractea (zie Eleocharideae-bespreking). Deze geassocieerde bractea is, voor zover waargenomen, steeds leeg.
- Het gesteelde aartje bestaat uit twee glumae, tristich t.o.v. elkaar en de geassocieerde bractea, de laagste gluma axilleert een 2sl bloemetje; de bovenste staat op een iets verlengd rachilla-internodium waarlangs de glumavleugels aflopen, en ze omgeeft een minieme rachilla-top.
- Het 2sl bloemetje wordt gevormd door drie meromonandriale meeldraden met glumella, één mediaan en twee lateraal, en nog drie supplementaire glumellae die afwisselend geplaatst met de andere het driekantig vruchtje omhullen.

Besluit: Eleocharis-type.

## B. Embryo: (FIG. 8.5.1)

- Het kotyl is heel lichtjes umbonaat, vrij sterk verbreed; het koleoptiel is sterk asymmetrisch ontwikkeld.
- De omtrek is obovaat met ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is buitengewoon goed en b2 goed ontwikkeld, basaal;  
                  - wk is goed ontwikkeld, niet ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is een brede opening, waardoorheen b1 te voorschijn treedt.

Besluit: Eleocharis-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- ROIVANEN (1933: 4-5, fig. 4).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J. Grau 1433, Chili (GENT, L)

4) Helonema Suessenguth

## A. Bloemgestel: (naar EITEN 1976b: 140-157, fig. 53-111)

- Elke stengel draagt terminaal een al of niet ontwikkeld aartje, omgeven door een geassocieerde bractea (zie Eleocharideae-bespreking). Deze geassocieerde bractea draagt steeds een min of meer goed ontwikkeld vertakkingssysteem.
- Het gesteelde aartje bestaat uit 3-5 glumae, waarvan 1 of alle een m, vr of 2sl bloemetje dragen.
- De bloemetjes variëren in samenstelling, een aantal mogelijkheden (11!) worden door EITEN (1976b: fig. 72) op een rijtje gezet; een 2sl bloemetje bestaat uit 2 meeldraden zonder glumellae die een trimeer gynoecium omgeven.

Besluit: Eleocharis-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 330, fig. 40 M, sub E. minima Kunth)

- Het kotyl is sterk verbreed, afgerond; het koleoptiel is sterk asymmetrisch ontwikkeld. De omtrek is breed ob-ovaat met ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is buitengewoon goed en b2 goed ontwikkeld, basaal;  
- wk is goed ontwikkeld, niet ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is een brede opening, waardoorheen b1 uitsteekt.

Besluit: Eleocharis-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie: —

## D. Bestudeerd materiaal:

- C.G. Pringle 4339, Mexico (BR)
- C.A. Smith 2812, Br. Guyana (K)



### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- De morfologie (en ook de anatomie) van jonge en niet ontwikkelde aartjes is bijzonder gedetailleerd bestudeerd door EITEN (1969: 215-218, fig. 41-44); principiële verschillen met een uitgegroeid aartje zijn niet vastgesteld.

#### B. Embryo:

- Oriëntatie en vorm van ks, en bijgevolg typologische affiniteiten van het Eleocharis-type zijn een twistpunt in de cyperologische embryografie. Een gedetailleerde bespreking wordt geboden in hoofdstuk 3C,D.
- Bij E. caillei en E. naumanniana (FIG. 8.5.1) treedt b1 niet uit het koleoptiel te voorschijn. Horen deze soorten niet hier thuis? Of is er sprake van een reductie o.i.v. de ondergedoken habitus? Nader onderzoek is gewenst.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 564) splitste een deel van Eleocharis af als Chlorocharis, omwille van de vermeende aanwezigheid van een chlorocyperoïde anatomie: "Chlorophyllgewebe in 2-3 mehr oder weniger deutlich radial um die Gefässbündel angeordneten Pallisadenschichten". Nu is de aanwezigheid van een of meer dergelijke radiaal geordende groene palissadelagen wel een noodzakelijke maar niet een voldoende voorwaarde om een plant tot het chlorocyperoïde type te rekenen. Over de groene inwendige vaatbundelschede vernemen we hier niets. Terecht hebben PALLA (1900a: 201) en METCALFE (1971: 241) gewezen op deze foutieve interpretatie door RIKLI, en Eleocharis wordt door deze beide auteurs tot het eucyperoïde anatomische type gerekend.

#### 4. Bespreking

In deze soortengroep, homogeen naar embryografie, bloei- en vegetatieve morfologie, kunnen niet eenvoudig onderverdelingen worden gemaakt. Het lijkt aangewezen om het series-systeem door SVENSON gegrondvest te behouden, mits een nadere en meer uitgebreide studie van alle soorten uit de series Mutatae, Aciculares en Tenuissimae, die deels embryografisch, deels bloei-morfologisch lichte afwijkingen vertonen t.o.v. de andere soorten.

Drie monotypische genera, Chamaegyne, Chillania en Helonema kunnen door het ontbreken van gefundeerde verschillen niet meer als dusdanig worden erkend, en worden hier bijgevolg met Eleocharis verenigd.

Zoals in de taxonomische behandeling bij Chamaegyne reeds is uiteengezet, worden met Eleocharis geen verschillen gevonden, die een afsplitsing op genusniveau verantwoord zouden kunnen maken. Omwille van afwijkende vruchtkenmerken wordt dit taxon als Eleocharis chamaegyne L.T. Eiten van zijn nauwe verwant E. minima Kunth onderscheiden (EITEN 1970: 274).

Ook voor Chillania geldt dat noch in de vegetatieve of in de generatieve structuur, noch in de anatomie, noch in de embryografie enig differentiërend kenmerk t.o.v. Eleocharis kon worden gevonden. We kunnen dus vrij zeker stellen dat Chillania in Eleocharis moet worden opgenomen, wellicht ergens in de series Pauciflorae Svenson. Na het afwerken van dit manuscriptonderdeel bereikte mij de studie van SEBERG (1985), waarin de afiniteiten van Chillania nauwkeurig worden geëvalueerd. Ook deze auteur komt tot het besluit dat dit monotypische genus in Eleocharis moet worden opgenomen, en stelt de nieuwe naam E. uniflora Seberg voor.

Door de submerse toestand wordt wellicht het bijzonder vertakkingssysteem van bepaalde exemplaren van Helonema veroorzaakt. Daarbij is het terminaal aartje vaak niet of weinig ontwikkeld, daarentegen groeien bij dergelijke specimens de zijtakken in de oksel van de geassocieerde bractea uit en vertakken op dezelfde wijze ook weer uit de geassocieerde bractea van hun eigen terminaal aartje (EITEN 1976b: fig. 58, 72-76). Emers opgekweekt materiaal vertoonde goed ontwikkelde aartjes, en meristematisch gebleven zijtakken in de oksel van de geassocieerde bractea; dergelijke specimens bleken in geen enkel opzicht te onderscheiden van E. minima Kunth (EITEN 1976b: 153).

## 5.2. Egleria L.T. Eiten

---

### 1. Taxonomie

Type: Egleria fluctuans L.T. Eiten

Dit vrij recent beschreven monotypisch genus (EITEN 1964: 482) is door zijn auteur onmiddellijk in de korrekte verwantschapskring met Eleocharis en Websteria geplaatst. Toen was de soort bekend van twee Noordbraziliaanse kollekties uit het stroomgebied van de Amazone, een uit 1913, de andere uit 1935, in lokaliteiten op 150 km van elkaar. In 1974 echter is deze buitengewoon interessante plant ook in het bekken van de Orinoco gevonden, op 1000 km van de gekende vindplaats en aan de andere zijde van het Roraima-gebergte (VAN DER VLUGT 1976). Aangezien van deze soort nog zeer belangrijke gegevens ontbreken (slechts 1 min of meer rijp vruchtje is bekend...) zou nieuw en fertiel materiaal uit deze delen van Zuid-Amerika bijzonder op prijs worden gesteld.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Egleria fluctuans L.T. Eiten

##### A. Bloemgestel: (EITEN 1964)

- Goed ontwikkelde, brede terminale stengeldelen dragen aan hun top een terminaal aartje, omgeven door een gedeeltelijk schedevormig gesloten geassocieerde bractea (zie Eleocharideae-bespreking). Deze geassocieerde bractea is fertiel!
- Het aartje bestaat uit 12-15 glumae die allemaal een 2sl bloemetje dragen.
- Een 2sl bloemetje wordt gevormd door 3 abaxiale meeldraden met glumella, twee supplementaire abaxiale glumellae, en een bijna lensvormig vruchtje met niettemin drie stijltakken.

Besluit: Eleocharis-type.

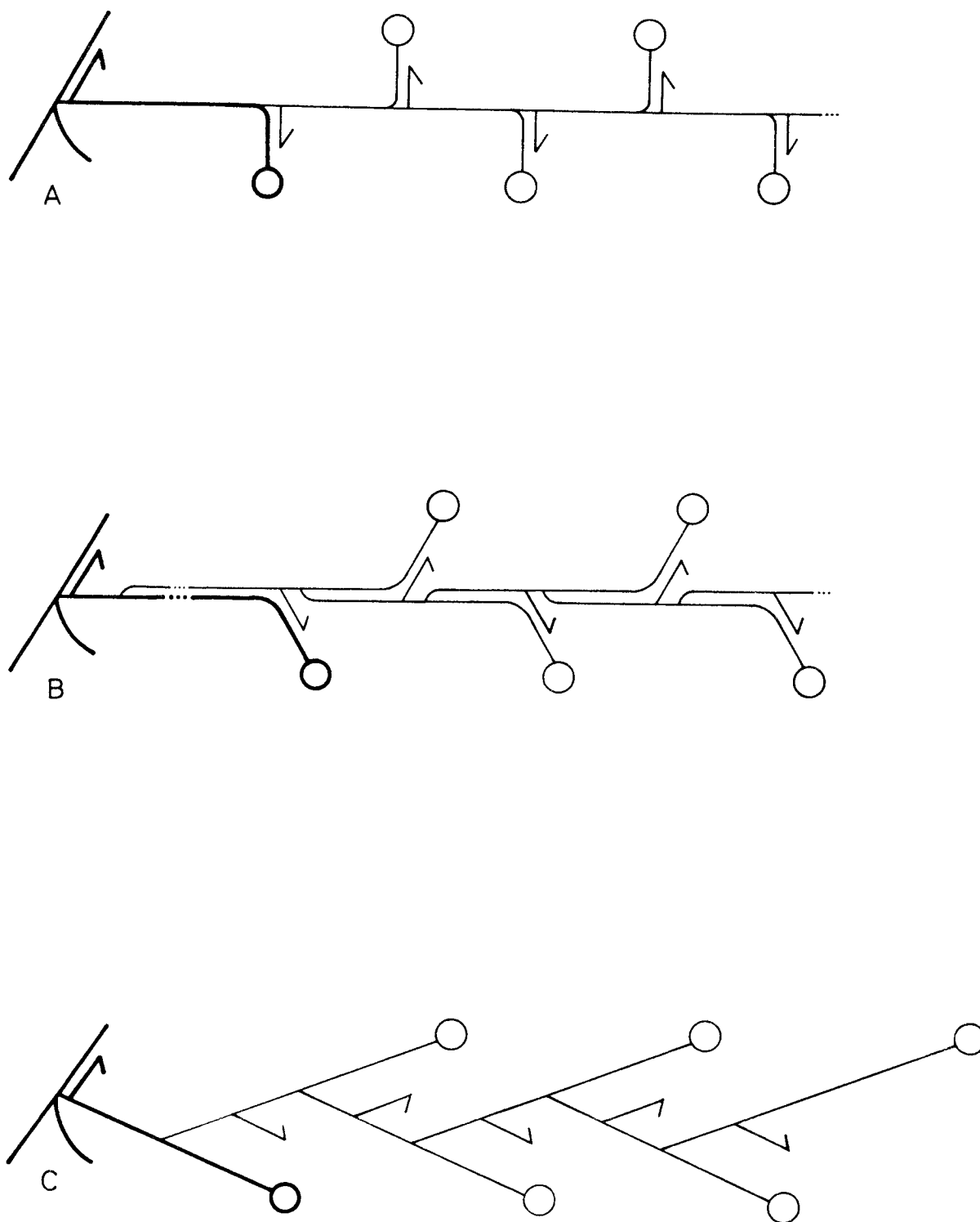


FIG. 8.5.2

*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. —A: rizoomvertakking, schematisch. —B: rekonstruktie van dit vertakkingspatroon. —C: id., maar voorgesteld onder de meer gewone PVP-tekenvorm. (A-C: De Raeve 74-23, GENT).

B. Embryo: geen vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: —

D. Bestudeerd materiaal: —

### 3. Bespreking

Uit de beschrijving van het vertakkingssysteem (EITEN 1964: 481, fig. 1-5) valt een treffende overeenkomst tussen een Eleocharis-rizoom en een Egleria-"hoofdstengel" niet te ontkennen: een relatief dik, horizontaal groeiend stengelsysteem met gestrekte internodia, aan de basis van elk internodium, afwisselend links en rechts een bundel fijnere stengels (volgens PVP?), en rond de dikke stengel een schedevormig gesloten vliesje. Zoals bij de Eleocharideae-bespreking is aangetoond, is deze "hoofdstengel" wellicht het resultaat van een sympodiale groei en de schedevormig gesloten vliesjes rond die stengels zijn de profyllen van een op merkwaardige wijze gemetamorfiseerd herhaald PVP (FIG. 8.5.2). Hier bevinden de aartjes zich dus op het uiteinde van rizoomtakken; de stengeltjes zelf zijn steriel en het is mij niet bekend of hun top eveneens door een geassocieerde bractea en een gereduceerd aartje wordt afgesloten, zoals bij alle Eleocharis-soorten blijkbaar het geval is.

Een opmerkelijke eigenschap heeft deze soort gemeen met o.a. de soorten uit Eleocharis series Aciculares Svenson, nl. een fertiele geassocieerde bractea, die hier eigenlijk alleen door haar vorm (schedevormig gesloten) van de gewone gluma kan worden onderscheiden.

Hoewel een belangrijk, determinerend kenmerk (embryovorm) niet kon worden waargenomen, lijken toch genoeg argumenten voorhanden om dit genus bij de Eleocharideae te doen aansluiten, nl. vertakkingssysteem van het rizoom, bladvorm, plaats en vorm van het bloemgestel, en ook de structuur van het bloemetje verschillen niet wezenlijk van wat we bij Eleocharis aantreffen. Het rizoom evenwel heeft hier ongeveer de functie van de stengels overgenomen en draagt de aartjes dan ook op een aantal van haar zijtakken; eigenlijk gaat het hier om niet meer dan een doorgedreven functieverdeling tussen vegetatieve en generatieve stengeldelen.

Diepgaande verschillen met Eleocharis zijn dus niet waargenomen, maar zolang niet meer vruchtjes beschikbaar komen en de embryografische gegevens onbekend blijven, kan dit genus voorzichtigheidshalve nog zelfstandig worden gehouden op basis van de kenmerken vermeld in de sleutel.

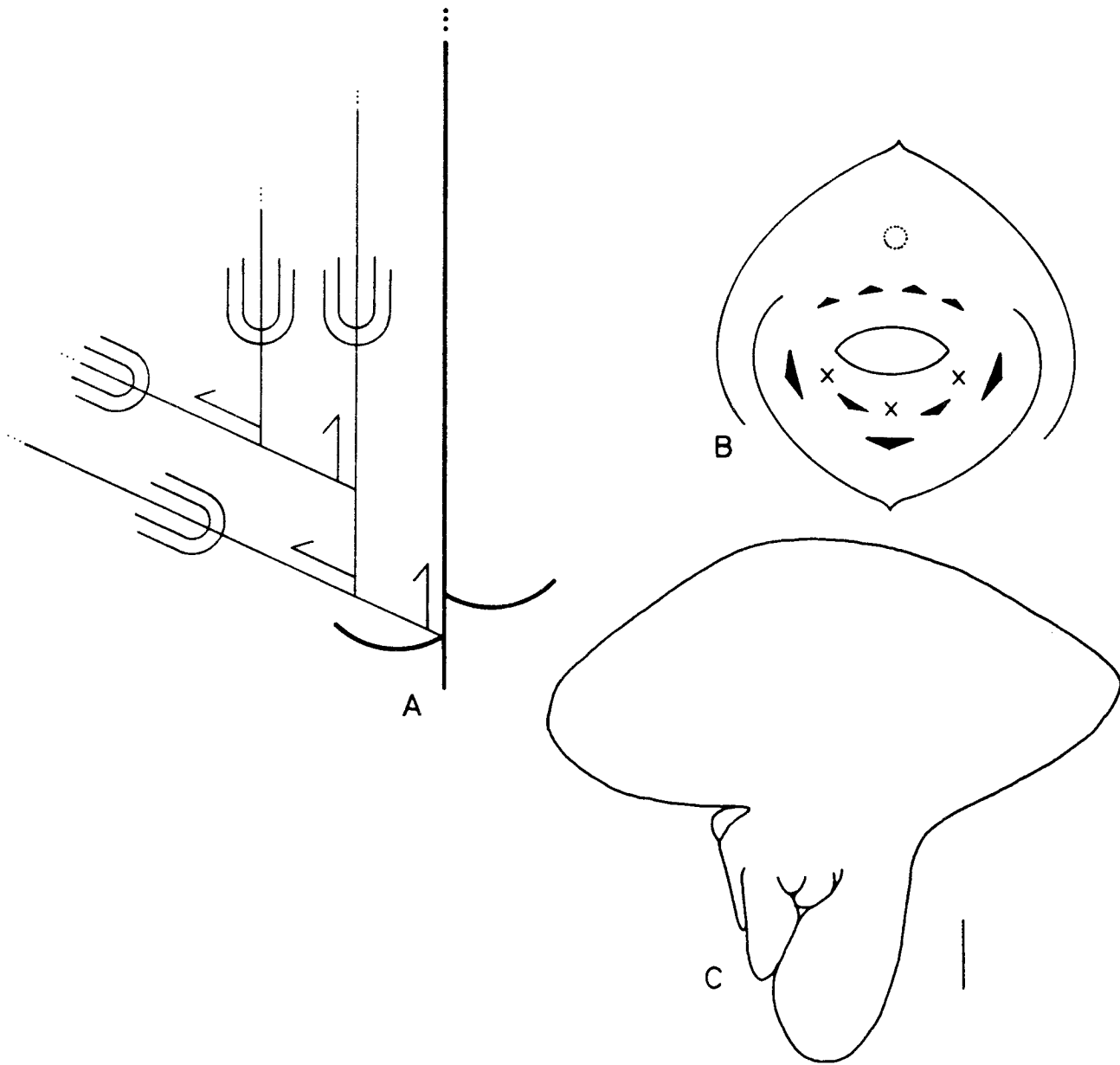


FIG. 8.5.3

Websteria confervoides (Poir.) S.S. Hooper -A: rekonstruktie van een "kransstandige" vertakking. -B: aartje, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. (A-B: Gibbs Russell & Biegel 1502, WAG; C: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 41A).

### 5.3. Websteria S.H. Wright

---

#### 1. Taxonomie

Type: Websteria limnophila S.H. Wright, nom. illeg. (= W. confervoides (Poir.) Hooper)

Ook voor deze sierlijke waterplant is een monotypisch genus opgericht, met als enige soort W. limnophila S.H. Wright uit Florida, U.S.A. Later bleek dit taxon identiek met de soort met de prioritaire naam Scirpus submersus C. Wright uit Cuba en volgde de combinatie W. submersa (C. Wright) Britton. Maar ook in de Palaeotropis werden exemplaren gevonden die tot dit taxon behoorden en als Scirpus confervoides Poir. uit Madagascar waren beschreven. De specimens uit de Oude en de Nieuwe Wereld zijn tenslotte vrij recent onder één naam verenigd, W. confervoides (Poir.) S.S. Hooper (HOOPER 1972: 582). De problematiek hieromtrent wordt door PFEIFFER (1930a: 18-19), SUESSENGUTH (1943: 122-125) en EITEN (1976b: 187-197) meer uitvoerig behandeld dan hier wenselijk is. Om niet achterhaalde redenen citeren zowel PFEIFFER (1927a: 128 & 1931: 176) als KÜKENTHAL (1952: 487) Websteria S.H. Wright in de synonymie van Dulichium L.C. Rich.

#### 2. Gegevens per soort

##### 1) Websteria confervoides (Poir.) S.S. Hooper

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.5.3)(\*A)

- Een klein aantal niet verder vertakte stengels zijn dikker dan de andere en dragen elk een goed ontwikkeld aartje, omgeven door een geassocieerde bractea. De fijnere stengeltjes bezitten een naakte top, d.w.z. niet door gereduceerde kafjes bedekt (EITEN 1976b: 197, fig. 203). Deze geassocieerde bractea is ongewoon groot en leeg.

- Het aartje bestaat uit één eveneens ongewoon grote gluma die een 2sl bloemetje axilleert; van eventuele hogere glumae of rachillatop is niet de minste aanduiding gevonden.
- Het bloemetje wordt gevormd door 3 abaxiale meeldraden met glumella en verder twee laterale en 4 adaxiale glumellae die het lensvormig vruchtje met zijn twee stijltakken omgeven.

Besluit: Eleocharis-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 333, fig. 41 A) (FIG. 8.5.3)

- Het kotyl is buitengemeen sterk verbreed, koepelvormig; het koleoptiel is sterk asymmetrisch ontwikkeld, met duidelijke verdikte top.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed ontwikkeld met een schedevormig vergroeide basis die het goed ontwikkeld b2 en matig ontwikkeld b3 omvat, basaal, b1 puilt uit de ks;  
                   - wk is goed ontwikkeld, schuin ingezonken in een inkeping onder het kotyl, lateraal.
- Frontaal: - ks is breed ellipsvormig, rond het uitstekend b1.

Besluit: Websteria-type.

C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1937: 143, sub Scirpus).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- G. Couteaux 1078, Zaïre (BR)
- Gibbs Russell & Biegel 1502, Botswana (WAG)
- Thwaites 3936, Sri Lanka (L)



### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- NELMES (1952b: 289) ziet Websteria als een voorbeeld van parallelle evolutie, niet verwant met Eleocharis, en houdt deze soort in Scirpus vooral omwille van de niet verdikte stijlbasis, en door de "kransen" van perianth-borstelharen.  
SVENSON (1929: 121-127) wijst echter terecht op de grote variabiliteit van deze kenmerken binnen Eleocharis zelf: het aantal perianthdelen is wisselend en kan door splitsing tot 10 bedragen, de stijlbasis is bij Websteria wel verdikt, zij het geringer en minder duidelijk gedifferentieerd dan normaal, maar ook diverse Eleocharis-soorten vertonen dit type stijlbasis.
- De 9 perianthdelen stellen m.i. de normale situatie van 3+3 glumellae voor, waarbij de ene adaxiale in 4 is gesplitst, of de ene adaxiale én de twee schuin adaxiale elk in twee.
- De stigmata vertonen de kenmerkende ingesnoerde haren, zoals die voor Eleocharis zijn vermeld (RAYNAL 1973: 148, fig. 2).

#### B. Embryo:

- Hiervoor kunnen we verwijzen naar de bevindingen van VAN DER VEKEN (1965: 330-332), die de zelfstandigheid van de series Mutatae en een deel van de series Tenuissimae bevestigden; verder wordt ook opnieuw de affiniteit met Fimbristylis beklemtoond.

#### C. Vegetatieve anatomie: —

## 4. Bespreking

In tegenstelling tot Egleria dat zich voor zover bekend alleen door een bepaald vegetatief aspect van Eleocharis onderscheidt, verschilt Websteria én door vegetatieve, én door embryografische kenmerken.

Het embryo wijkt af van dat van alle andere Eleocharideae doordat b1 met een schedevormige basis b2 en b3 omhult, door de aanwezigheid van b3, door de inkeping net onder het verbrede kotyl, waarin het wk schuin ingezonken ligt, en door een ook relatief buitengewoon sterk koepelvormig verbreed kotyl; de verdikte koleoptieltop heeft ze gemeenschappelijk met Eleocharis series Mutatae Svenson.

Het vertakkingspatroon is principieel in geen enkel opzicht verschillend van wat bij Eleocharis kan worden geobserveerd. Uit eigen waarnemingen en uit de gedetailleerde studie in EITEN (1976b: 181-187, fig. 109 B, F, 110-111, 165-201) komt naar voren dat het eerste internodium van de hoofdstengel, wellicht te vergelijken met een gewone fertiele stengel van Eleocharis, aan de top omgeven wordt door twee schubjes, waarvan het laagste homoloog is met de geassocieerde bractea en een "krans" van stengels draagt, terwijl de bovenste, homoloog met de bloemaxillerende gluma van een aartje, leeg is. Een aantal stengels van een dergelijke "krans" vertakken zich niet verder en hun top is niet bedekt door schubjes; andere daarentegen "vertakken" zich opnieuw, op dezelfde wijze als bij de hoofdas is gebeurd, enz... In de voorlaatste en laatste krans komen 1 of enkele dikkere stengelinternodia tot ontwikkeling, omgeven door 2 bladscheden, en alleen deze zullen aan hun top een aartje dragen.

De wijze waarop de vertakking in de genoemde "kransen" verloopt, is niet eenvoudig vast te stellen. Het lijkt ons waarschijnlijk dat ze is gestructureerd zoals op het Eleocharis-rizoom, maar zonder het uitgesproken sympodiale karakter, nl. volgens PVP en elke stengel omgeven door 2 bladscheden (FIG. 8.5.3). EITEN (1976b: fig. 110-111) heeft haar waarnemingen op één punt enigszins verschillend geïnterpreteerd, volgens haar zouden de takken telkens uit de oksel van eerste of tweede bladschede van de vorige tak spruiten en voorzien zijn van een profyl; vermoedelijk heeft zij het systeem op die wijze verklaard om de zijtakken van een dragende bractea te voorzien, want die ontbreken -schijnbaar!- bij een PVP, de andere interpretatie: schijnbaar, want in feite fungeren de profyllen daar terzelfdertijd als bractea voor een tak van hogere orde. De opvallende overeenkomst in vertakkingspatroon tussen rizoom en vegetatieve spruit pleit voor de korrektheid van mijn interpreta-

tie. Daarenboven is er nog dit feit, als de zijtakken inderdaad door de eerste of tweede bladschede zouden worden geaxilleerd, dat deze bladscheden op een of andere wijze moeten worden doorboord en doorgescheurd, maar op geen enkele figuur van EITEN (buiten haar schema's!) bestaat daar enige evidentie voor. Dit ontspringen van vegetatieve spruiten uit de oksel van de geassocieerde bractea is helemaal niet ongewoon in Eleocharis, zoals heel mooi is aangetoond bij E. rostellata Torr. (LA RUE 1936), bij E. chamaegyne Eiten (EITEN 1976b: 129-140, fig. 23-48) en bij E. minima Kunth (EITEN 1976b: 140-157, fig. 58-82, 109-111). Opnieuw gaat het om een in se niet zwaarwegend argument, maar gekombineerd met het behoorlijk verschillend embryo en de naakte stengeltjestop is de afscheiding van Websteria op genusniveau duidelijk meer aanvaardbaar en wenselijker dan bij Egle-ria, waarvan het embryo helaas nog niet is bekend.



## 6. Abildgaardieae K. Lye

---

### 1. Overzicht der genera

1. Fimbristylis Vahl: (300) tropen tot warmgem., vooral SE. Az., Malesia.
- 1b. Tylocarya Nelm.: (1) E. C-Thailand.
2. Crosslandia W.V. Fitzgerald: (2) W. Austr.
3. Bulbostylis Kunth: (100) tropen tot warmgem., vooral Afr., Am.
4. Abildgaardia Vahl: (15) tropen en subtropen, vooral Austr.
5. Nemum Desv. ex Hamilt.: (10) trop. Afr., soudano-zamb.
6. Nelmesia Van der Veken: (1) N. Zaïre (Uele)

### 2. Sleutel tot de genera (tabel 8.6.1)

- 1A. Bloemgestel bestaat uit 1 terminaal aartje; elk bloemetje met een adaxiaal, min of meer tweetoppig schubje ...  
..... Nelmesia
- B. Bloemetjes zonder adaxiaal schubje ..... 2
- 2A. Stijlbasis niet gedifferentieerd of verdikt; vruchtwand glad; glumae lange tijd blijvend, (zeer) donker roodbruin ..... Nemum
- B. Stijlbasis geartikuleerd, gedifferentieerd en verdikt (zeer weinig in Bulbostylis basalis Fosb.); vruchtwand zelden glad; glumae afvallend ..... 3
- 3A. Goed ontwikkelde basale aartjes met talrijke vr bloemetjes aanwezig; de normale aartjes zijn 1- of 2-slachtig (en dan met 1- of 2-slachtige bloemetjes) .....  
..... Crosslandia
- B. Basale aartjes, indien aanwezig, met 2-slachtige bloemetjes; de normale aartjes altijd met 2-slachtige bloemetjes ..... 4

Tabel 8.6.1 : Een vergelijking van de Abildgaardiaceae-genera

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Fimbristylis</u></b>	<b><u>Crosslandia</u></b>	<b><u>Bulbostylis</u></b>	<b><u>Abildgaardia</u></b>	<b><u>Nemum</u></b>	<b><u>Nelmesia</u></b>
<i>Aantl aarjes</i>	1 - talrijk	1 - enkele	1 - talrijk	1 - enkele	1 - enkele	1
<i>Basale bloemetjes</i>	-	++	-(+)	-	-	-
<i>Glumae distich</i>	-(+)	+	-(+)	+	-	-
<i>Stijlbasis verdikt</i>	+	+	+( -)	+	-	-
<i>Stijlbasis blijvend</i>	-(+ ?)	-	+( -)	-	-	+ ?
<i>Vruchte gesteeld</i>	±	±	-/±	++/+	-	-
<i>Vruchtwandepidermis-</i>						
<i>cellen gestrekt</i>	-/+ (horizontaal)	-/+ (horizontaal)	-/+ (vertikaal)	-	-	-
<i>Vruchtwandversiering</i>	-/wratten	-	-/siliciumkegels	tuberkels	-	-
<i>Embryotype</i>	Fimbristylis	Fimbristylis	Bulbostylis	Abildgaardia	Bulbostylis	Abildgaardia
			(Abildgaardia)			

- 4A. Stijlbasis afvallend; bladschedebovenrand zonder lange haren; bloemgestel meestal open, zelden samengetrokken; vruchtwandoppervlak met isodiametrische of horizontaal gestrekte cellen, zonder siliciumkegeltjes ..... 5
- B. Stijlbasis meestal blijvend op het rijpe vruchtje; bladschedebovenrand met lange haren (zelden zonder); bloemgestel open of hoofdjesachtig samengetrokken; vruchtwandoppervlak met isodiametrische, vertikaal of (zeer zelden) horizontaal gestrekte cellen, vaak met siliciumkegeltjes ..... Bulbostylis
- 5A. Bloemgestel met 1-weinig aartjes; glumae altijd distich; vruchtjes met min of meer duidelijk steelvormige basis, vruchtwandoppervlak met kleine isodiametrische cellen; Abildgaardia-type embryo ..... Abildgaardia
- B. Bloemgestel met 1-zeer veel aartjes; glumae meestal spiralig ingeplant; vruchtjes zonder steelvormige basis, vruchtwandoppervlak met meestal grotere isodiametrische of horizontaal verlengde cellen; Fimbristylis-type embryo ..... Fimbristylis

### 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

Van oudsher werden soorten uit de vermelde genera in een tribus Scirpeae s.l. ondergebracht. Slechts na CHERMEZON (o.a. 1937: 3, 171) is uit deze heterogene tribus een groepje genera rond Fimbristylis gelicht, tot vorming van een tribus Fimbri-stylideae. Nomenklatorisch was een en ander niet in orde met de formele publikatie, en RAYNAL (1978: 279) heeft gemeend dit te kunnen verhelpen. Helaas was op dat ogenblik reeds een andere naam beschikbaar geworden, nl. Abildgaardieae (LYE 1973: 328-329), met als type het genus Abildgaardia, dat door RAYNAL (1973: 146-147, pl. 8) in Fimbristylis wordt ingesloten. De naam Fimbristylideae is bijgevolg niet voor dit taxon (d.w.z. incl. Abildgaardia) beschikbaar, want de prioritaire naam Abildgaardieae moet worden gebruikt.

In de klassieke omschrijving door CHERMEZON (1937: 3, 171) en RAYNAL (1973: 146-147) bevat deze tribus ook nog het genus Eleocharis, vnl. gebaseerd op het voorkomen van ringvormig verdikte papillen bij een aantal Eleocharis-soorten, een kenmerk dat verder exclusief bij de Abildgaardieae voorkomt. Omwille van de aanwezigheid van glumellae, de bijzondere vegetatieve

habitus, de verschillende anatomie en het verschillende embryo-type wordt hier Eleocharis buiten de Abildgaardieae gehouden en in een eigen tribus Eleocharideae geplaatst. De Abildgaardieae zoals hier gedefinieerd zijn bijgevolg in de Cyperoideae goed gekenmerkt door een anatomie van het fimbristylidoïde type, een embryo van het Fimbristylis-, Bulbostylis- of Abildgaardia-type, de totale afwezigheid van glumellae (GOETGHEBEUR 1981a: 17).

De relaties binnen de tribus zijn vrij duidelijk. Als minst ver gedifferentieerd genus zou ik Fimbristylis durven stellen, met meestal open bloemgestellen, een afvallende stijl-basis en een embryo van het Fimbristylis-type. Ongetwijfeld dicht hierbij staat Tylocarya, dat wel als een extreme variant van Fimbristylis kan worden beschouwd en hier niet als genus wordt erkend. Wat verder af staat Crosslandia met zijn zeer sterk gedifferentieerde aartjes, waarschijnlijk onder een bepaalde oekologische druk tot stand gekomen. Een tweede groep wordt gevormd door Bulbostylis en Abildgaardia, de eerste een vrij variabel genus, met extremen naderend naar Abildgaardia, maar dit laatste is toch goed als afzonderlijk genus te onderscheiden vnl. op grond van de vruchtbouw. Opnieuw verder verwijderd staat Nemum, dat enkele gespecialiseerde kenmerken vertoont (distiche bladstand, gereduceerd bloemgestel, droogvliezige blijvende glumae,...) en tenslotte het hooggespecialiseerde Nelmesia met zijn enkelvoudige terminale aartjes en de zeer vreemde adaxiale schub in elk bloemetje, waarvoor mij geen sluitende verklaring is bekend.



## 6.1. Fimbristylis Vahl, nom. cons.

---

### 1. Taxonomie

Type: F. dichotoma (L.) Vahl, typ. cons.

Bij de oprichting door VAHL (1805: 285) omvatte dit genus slechts een fraktie van de soorten die nu worden ingesloten, en wel door de toenmalige omschrijving: glumae spiralig geplaatst, glumellae afwezig, stijl met twee takken en basale verdikking, samengedrukt en gecilieerd. Alles wat enigzins afwijkend bleek werd in een nieuw genus ondergebracht, zoals Abildgaardia Vahl (met distich geplaatste basale glumae), Echinolytrum Desv. (met langwerpig-cylindrische zittende vruchtjes waarop rijen knotsvormige aanhangsels), Trichelostylis Lestib. (vruchtje met 3 karpellen), Pogonostylis Bertol. (stijlbasis met lange, hangende haren), Mischospora Boeck. (met langwerpig-cylindrische gesteelde vruchtjes). Dichostylis P. Beauv. ex Lestib. is een nomenklatorisch synonym (nom. superfl.) voor Echinolytrum, maar is meestal gebruikt voor totaal andere planten (zie Monandrus, genus 8.14.). Bulbostylis Kunth ex C.B. Clarke (voor soorten met blijvende stijlbasis) is een geval apart, meer gegevens worden verstrekt bij de bespreking van Bulbostylis (genus 6.3.) en bij GORDON-GRAY (1965: 288-291).

Na deze eerste, splitsende fase raakten steeds meer soorten bekend, en werd de grote variatiebreedte van Fimbristylis duidelijk. Daardoor zijn veel van de bovenvermelde jongere genera later toch opgenomen in een Fimbristylis s.l., behalve Abildgaardia en Bulbostylis, die regelmatig als zelfstandige genera zijn behouden, en daarom ook hier een afzonderlijke behandeling verdienen.

Abildgaardia is, omwille van een enkel kenmerk (verdikte maar afvallende stijlbasis), vaak toch in Fimbristylis opgenomen, maar ook aan de korrektheid hiervan is men sterk gaan twijfelen door de belangrijke embryografische verschillen, ontdekt door VAN DER VEKEN (1965: 323-328). De hele problematiek is uitvoerig behandeld bij Abildgaardia en de nieuwsgierige lezer wordt dus verwezen naar genus 6.4.

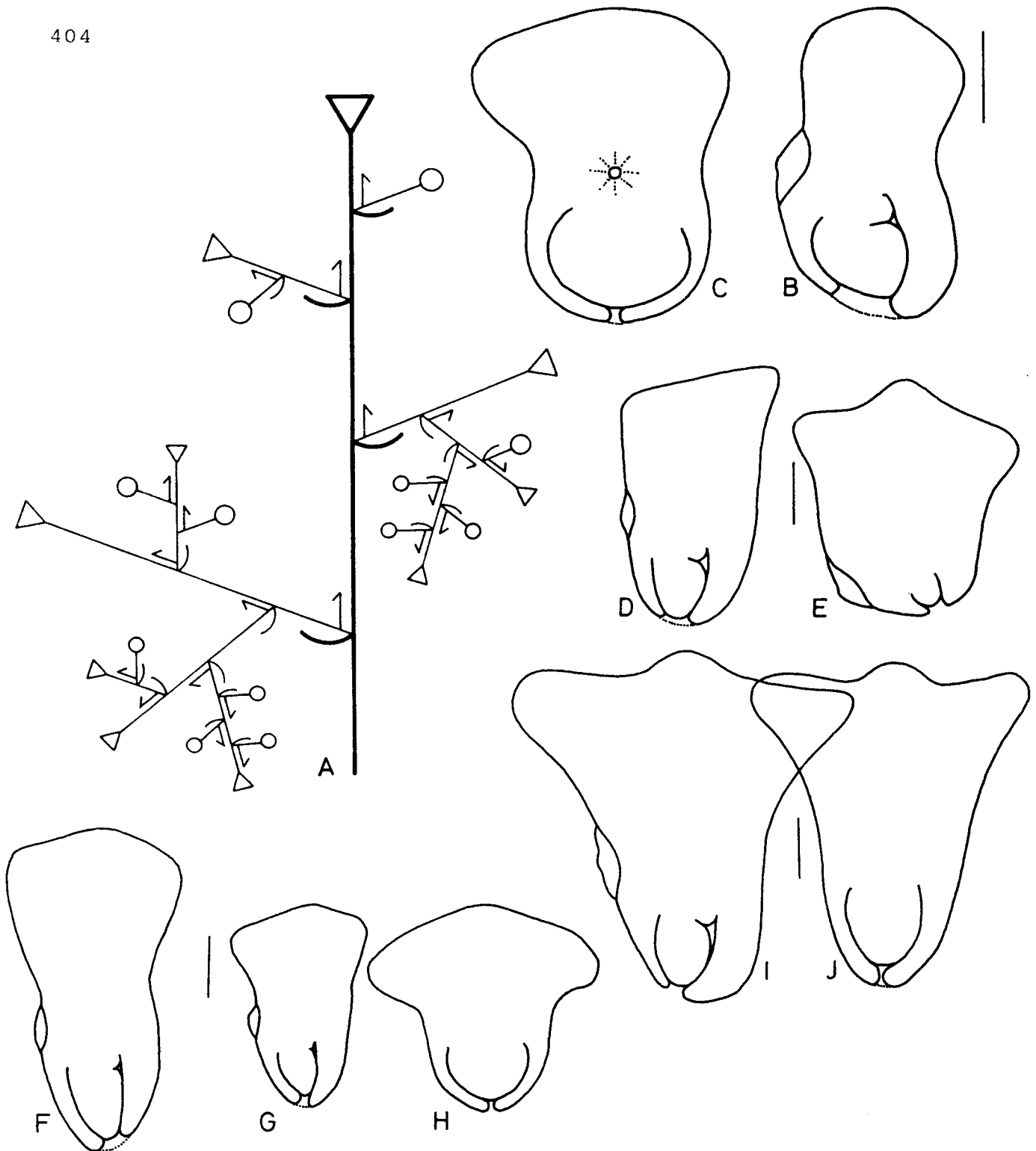


FIG. 8.6.1

*Fimbristylis spicigera* Kern -A: bloemgestel, zijzicht. -B: embryo, sagittaal. -C: id., frontaal. (A-C: Kerr 2136b, L).

*F. tetragona* R.Br. -D: embryo, sagittaal. (naar VAN DER VEKEN 1965: fig.39H).

*F. sericea* R.Br. -E: embryo, sagittaal. (o.c.: fig. 39A).

*F. spadicea* Vahl -F: embryo, sagittaal. (o.c.: fig. 39D).

*F. dichotoma* (L.) Vahl -G: embryo, sagittaal. -H: id., frontaal. (G-H: o.c.: fig. 39B,B').

*F. neilsonii* F.v.Muell. -I: embryo, sagittaal. -J: id., frontaal. (I-J: o.c.: fig. 38L,L').

## 2. Algemene gegevens

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.6.1)(\*A)

- Hoofdas en zijassen vertakken volgens een dicht NVP, met bracteae zonder gesloten bladschede, goed ontwikkelde profyllen, en een gestrekt eerste internodium; zelden is het bloemgestel gereduceerd tot een enkel terminaal aartje.
- Het aartje is opgebouwd uit spiralig of (minder frequent) distich geplaatste glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 1-3 meeldraden, zonder glumellae, met een di- of trimeer gynoecium; de stijlbasis is langwerpig verdikt en valt af samen met de rest van de stijl.

Besluit: Fimbristylis- of Abildgaardia-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 323-328, fig. 38-39)  
(FIG. 8.6.1)

- Sagittaal: - de omtrek is zowat breed tolvormig, met licht ingebogen flanken, met een afgevlakt, iets gerugd kotyl;
  - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 niet tot matig (zelden goed), basaal (zelden subbasaal) gelegen;
  - wk is goed ontwikkeld, lateraal (zelden sublateraal) gelegen.
- Frontaal: - de omtrek is breed tolvormig (bij embryo's uit een trimeer vruchtje) tot enigszins paddestoelvormig (bij embryo's uit een dimeer vruchtje);
  - ks is spleetvormig (zelden ellipsvormig), basaal waarneembaar, dwars op b1.

Besluit: Fimbristylis-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 565).
- HOLM (1899c).
- CHERMEZON (1926b).
- PFEIFFER (1927a: 122, fig. 126-132).
- CHERMEZON (1937: 171).
- GORDON-GRAY (1971: 557-563, fig. 4-8).
- METCALFE (1971: 271-277, fig. 35).
- SHARMA & MEHRA (1972).

Besluit: fimbristylidoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- F. aestivalis (Retz.) Vahl:  
T. Tanaka & Y. Shimada 11064, Taiwan (BR)
- F. alboviridis C.B. Clarke:  
R. Letouzey 1932, Kameroen (BR)  
G. Troupin 1817, Zaïre (BR)
- F. bisumbellata (Forsk.) Bub.:  
Correia et al. 3635, Mozambique (WAG)  
Correia et al. 3682, ibid. (WAG)
- F. brunneoides Kern:  
A.F.G. Kerr 21359, Thailand (L, isotypus)
- F. dipsacea (Rottb.) C.B. Clarke:  
C. Evrard 6515, Zaïre (BR)  
C. Evrard 6930, ibid. (BR)
- F. ferruginea (L.) Vahl:  
Moura et al. 651, Mozambique (WAG)
- F. fibrillosa Goetgh.: M. Streel 346, Zaïre (BR)
- F. gabonica Cherm.: A. Schmitz 8008, Zaïre (BR)
- F. jucunda (C.B. Clarke) Kern:  
P. Tixier 10, Vietnam (L)
- F. madagascariensis Bock.:  
M. Reekmans 10476, Burundi (BR)
- F. polytrichoides R.Br.:  
Polhill & Paulo 896, Kenya (BR)
- F. scabrida Schumach.: L. Liben 1734, Zaïre (BR)
- F. spicigera Kern: Kerr 2136b, Thailand (L, isotypus)
- F. splendida C.B. Clarke: Van Houtte 3467, Zaïre (BR)
- F. squarrosa Vahl:  
H. De Saeger 1081, Zaïre (BR)  
G. Le Testu 8915, Centraalafr. Rep. (BR)
- F. vahlii (Lam.) Link:  
S.B. Buckley s.n., 1840, USA (BR)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Een groep soorten uit dit genus, de sectio Fuscae Ohwi, heeft weliswaar distich geplaatste glumae (zoals bij Abildgaardia), maar de aartjes en glumae zijn veel kleiner en ook het embryotype is typisch dat van Fimbristylis.

## B. Embryo: (FIG. 8.6.1)

- Diverse soorten die vaak in Fimbristylis worden geplaatst, wijken inzake embryotype min of meer af van het algemene type en worden nu ook in andere genera gezet, zoals F. hispidula Kunth (embryo van het Bulbostylis-type, met enkele Abildgaardia-trekjes), F. cioniana Savi (eveneens Bulbostylis-type embryo): beide in Bulbostylis, alle Fimbristylis uit de sectio Abildgaardia (Vahl) Bertol. (Abildgaardia-type embryo): nu in Abildgaardia. Maar verder ook nog F. sericea R.Br. ("Schoenus-type" embryo), F. dipsacea (Rottb.) Clarke (klein, smal embryo met brede ks), F. squarrosa Vahl (fungiform in profiel, wk onder een lichte insnoering), F. nelmesii Kern (licht fungiform in profiel, wk onder een duidelijke inzinking): meer details sub Tylocarya (genus 6.1b.), F. tetragona R.Br. (asymmetrisch profiel).

## C. Vegetatieve anatomie: —

## 4. Bespreking

Hier gaat het om het grootste genus uit de Abildgaardieae, nauw verwant met Bulbostylis en Abildgaardia, maar (meestal) ervan verschillend door een combinatie van diverse kenmerken, als langwerpig verdikte, afvallende stijlbasis, spiralige glumae (soms distiche glumae, maar dan veel kleiner dan bij Abildgaardia), embryo van het Fimbristylis-type,...

Vooraf dit laatste is zeer belangrijk, gezien de vele overtuigende "bewijzen" voor het taxonomisch belang van dit kenmerk (LYE 1971a; RAYNAL 1973; OTENG-YEBOAH 1974a & 1974b; HOOPER in FOSBERG 1977; WILSON 1981a & 1981b). De transfer van soorten met een Bulbostylis-type embryo uit Fimbristylis naar Bulbostylis wordt ten andere ook door andere kenmerken bevestigd (HALL c.s. 1976: 347). Hierdoor heeft Fimbristylis als genus zeer aan waarde gewonnen, ondanks de problemen bij determinatie a.h.v. uitwendig morfologische kenmerken.

Een opmerkelijk verschijnsel is ook de ongewone diversiteit van het embryo binnen het genus zoals het nu is omschreven. Het loont wellicht de moeite om deze (hoger vermelde) soorten wat meer in detail te bestuderen; verschillende daarvan fungeerden vroeger als typesoort van enkele kleine of monotypische genera.

Een laatste punt waar nog even moet worden op gewezen, is de waarneming bij HALL c.s. (1976: 346) dat de 2-stijlige Fimbristylis-soorten vrij eenvoudig en duidelijk van de 3-stijlige kunnen worden onderscheiden, en dit op grond van diverse, goed gekorreleerde kenmerken, weliswaar met die beperking dat deze staalname een vrij beperkte omvang had.

## 6.1b. Tylocarya Nelmes

---

### 1. Taxonomie

Type: Tylocarya cylindrostachya Nelmes

Dit genus, ook monotypisch bij zijn beschrijving en eigenlijk nog altijd, werd door NELMES (1949) beschreven op grond van een in Thailand verzameld specimen. Hij plaatste het wel in het tribus Scirpeae, dat toen nog heel breed werd opgevat, dus inclusief de Fimbristylis- en Eleocharis-groep. Door enkele bijzondere kenmerken van het vruchtje kon dit specimen evenwel niet in een bekende soort of zelfs genus worden ondergebracht. KERN (1958: 798-800, fig. 5) heeft over deze evaluatie zijn twijfel uitgesproken en gepoogd aan te tonen dat de opgesomde verschilpunten met de andere genera van de Scirpeae niet opgaan. Tenslotte zette hij deze soort in Fimbristylis als F. nelmesii Kern.

Toch moet hierbij een interessante opmerking (over Tylocarya en enkele mogelijke verwanten in Fimbristylis) van KERN (1958: 799-800) zelf worden vermeld: "...it may be necessary to accommodate these perennials with cylindric spikelets into a separate section". Blijkbaar zag hij ook wel enkele afwijkende trekjes, maar door zijn zoals gewoonlijk zeer brede genus- en soortsoopvatting hield hij het groepje binnen Fimbristylis. Ook RAYNAL (1973: 169, pl. 8) onderscheidt Tylocarya niet van Fimbristylis, tenminste niet expliciet.

Tenslotte wijst VAN DER VEKEN (1965: 327, fig. 39 G-G') op de bijzondere embryovorm, die door een insnoering boven wk afwijkt van het Fimbristylis-embryo.

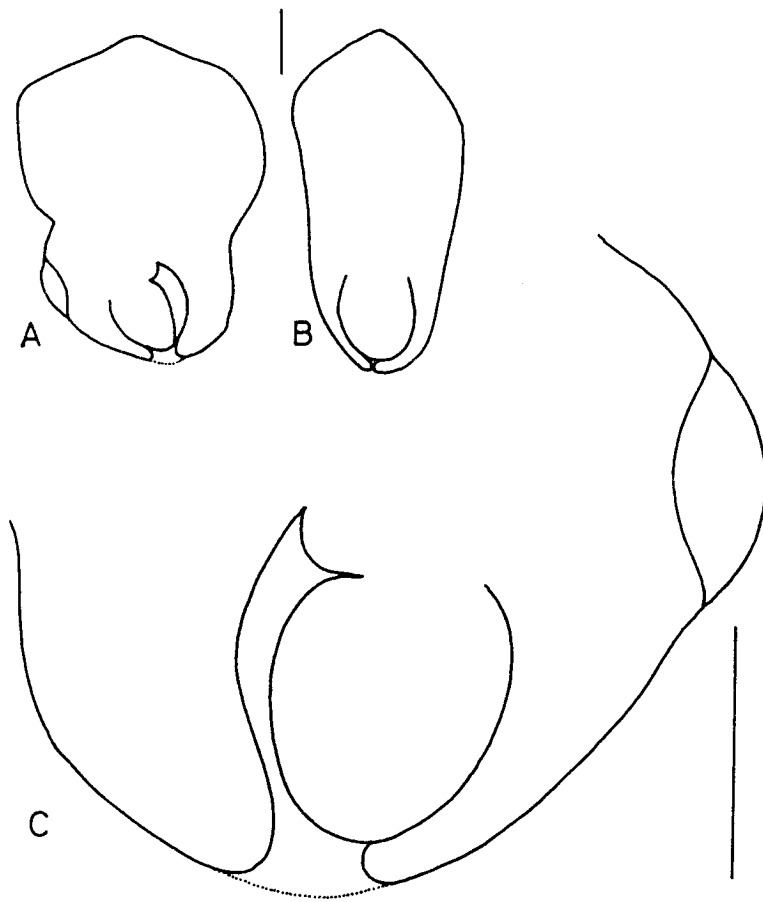


FIG. 8.6.2

Tylocarya cylindrostachya Nelm. —A: embryo, sagittaal. —B: id., frontaal. —  
C: id., detail, sagittaal. (A-C: den Hoed & Kostermans 968, K).



## 2. Gegevens per soort

1) Tylocarya cylindrostachya Nelmes

## A. Bloemgestel: (KERN 1958: fig. 5) (\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een dicht NVP; de bracteae bezitten geen gesloten bladschede, de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- De zijassen herhalen het patroon van de hoofdas, maar bij de laagste zijassen is het internodium tussen het profyl en de eerste bractea gestrekt.
- Het aartje is opgebouwd uit een groot aantal spiralig geplaatste glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+0 meeldraden, zonder glumellae, en een dimeer gynoecium; de stijlbasis is sponsachtig verdikt, en blijft vaak een tijdje op het vruchtje zitten.

Besluit: Fimbristylis-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 327, fig. 39 G-G')  
(FIG. 8.6.2)

- Bij dit embryo dat zich in een dimeer vruchtje ontwikkelt, verwacht men het gekende dimorfisme; tot nu toe zijn slechts embryo's van slechts 1 vorm aangetroffen, nl. die met de brede sagittale doorsnede.
- Sagittaal: - de omtrek is breed obovaal met ingezonken flanken en soms licht papilvormig kotyl;
  - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 vrij goed, basaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal onder een insnoering.
- Frontaal: - de omtrek is obtrullaat tot hoog obtrullaat, met licht ingezonken flanken;
  - ks is spleetvormig, basaal, dwars op b1.

Besluit: Tylocarya-type.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- den Hoed & Kostermans 1968, Thailand (holo-K, iso-L)

## 3. Aanvullende gegevens

A. Bloemgestel: —

B. Embryo:

- Een bepaald kenmerk doet dit embryo afwijken van het typisch Fimbristylis-embryo, nl. de duidelijke insnoering van het kotyl boven de wk. Verder is er ook nog een duidelijke kam aanwezig binnenin op de grote koleoptiel-lip.

C. Vegetatieve anatomie: —

## 4. Bespreking

Door kenmerken van het bloemgestel en van het embryo komt Tylocarya ontegensprekelijk (zeer) dicht bij Fimbristylis. De langwerpig cilindrische aartjes, de soms aanblijvende, sponsachtig verdikte stijlbasis en de bijzondere vruchtvorm die deze soort met slechts weinig of geen Fimbristylis-soorten deelt, doen vermoeden dat ofwel de diversiteit van Fimbristylis groter is dan meestal wordt aangenomen, ofwel dat een hernieuwde studie van die afwijkende soorten nodig is. Wanneer we nu zien dat ook inzake secundaire embryokenmerken Tylocarya iets van Fimbristylis afwijkt (cf. Websteria-Eleocharis!), dan lijkt deze soort zich werkelijk aan de uiterste grens van de Fimbristylis-variatiebreedte te bevinden. Van de Fimbristylis-soorten die KERN (1958: 799) als mogelijke verwanten beschouwt, is F. spicigera Kern embryografisch bestudeerd, en het blijkt dat deze soort een gewoon embryo van het Fimbristylis-type bezit, d.w.z. zonder de insnoering boven wk. Het ziet er dus naar uit dat Tylocarya en F. spicigera met zijn verwanten wellicht door convergentie of parallellisme een sterk gelijkend bloemgestel hebben ontwikkeld.

Besluitend en samenvattend: de gekende eigenschappen die gebruikt zijn om Tylocarya te onderscheiden, lijken geen generische erkenning buiten Fimbristylis mogelijk te maken, gezien de grote variabiliteit van deze kenmerken in dit laatste genus.

## 6.2. Crosslandia W.V. Fitzg.

---

### 1. Taxonomie

Type: Crosslandia setifolia W.V. Fitzg.

Dit oorspronkelijk monotypisch genus uit NW.Australië is beschreven geweest op grond van een enkel specimen, dat duidelijk niet de volledige variatiebreedte van de soort toonde. Het werd meteen korrekt in de nabijheid van Fimbristylis gesitueerd, waarvan het zou verschillen door de m "normale" en de vr "basale" aartjes (FITZGERALD 1918: 122).

Latere vermeldingen zijn eerder zeldzaam. METCALFE (1971: 181-182, fig. 27) beschrijft de fimbristylidoïde anatomie, en wijst op de inderdaad duidelijke affiniteit met Fimbristylis. RAYNAL (1973: 146-147) neemt uit METCALFE (l.c.) de bijzondere anatomische bouw over, maar het fimbristylidoïde kenmerk van de ringvormig verdikte papillae op de stigmata wordt voor Crosslandia opvallend verzwegen, hoewel dit genus in zijn schema van de Cyperoideae-fylogenie wel degelijk bij Fimbristylis en verwanten wordt geplaatst. HOOPER (1973: 866 & in FOSBERG 1977: 381) tenslotte maakt een vergelijking met de andere genera uit de Abildgaardieae, maar beschrijft enkel de vr basale aartjes, en de vruchtjes met verbrede stijlbasis.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Crosslandia setifolia W.V. Fitzg.

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.6.3)(\*A)

- Het "normale" bloemgestel is samengetrokken, hoofdjes-achtig.
- Hoofdas en zijassen vertakken volgens een dicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede; profyllen zijn aanwezig, matig ontwikkeld.

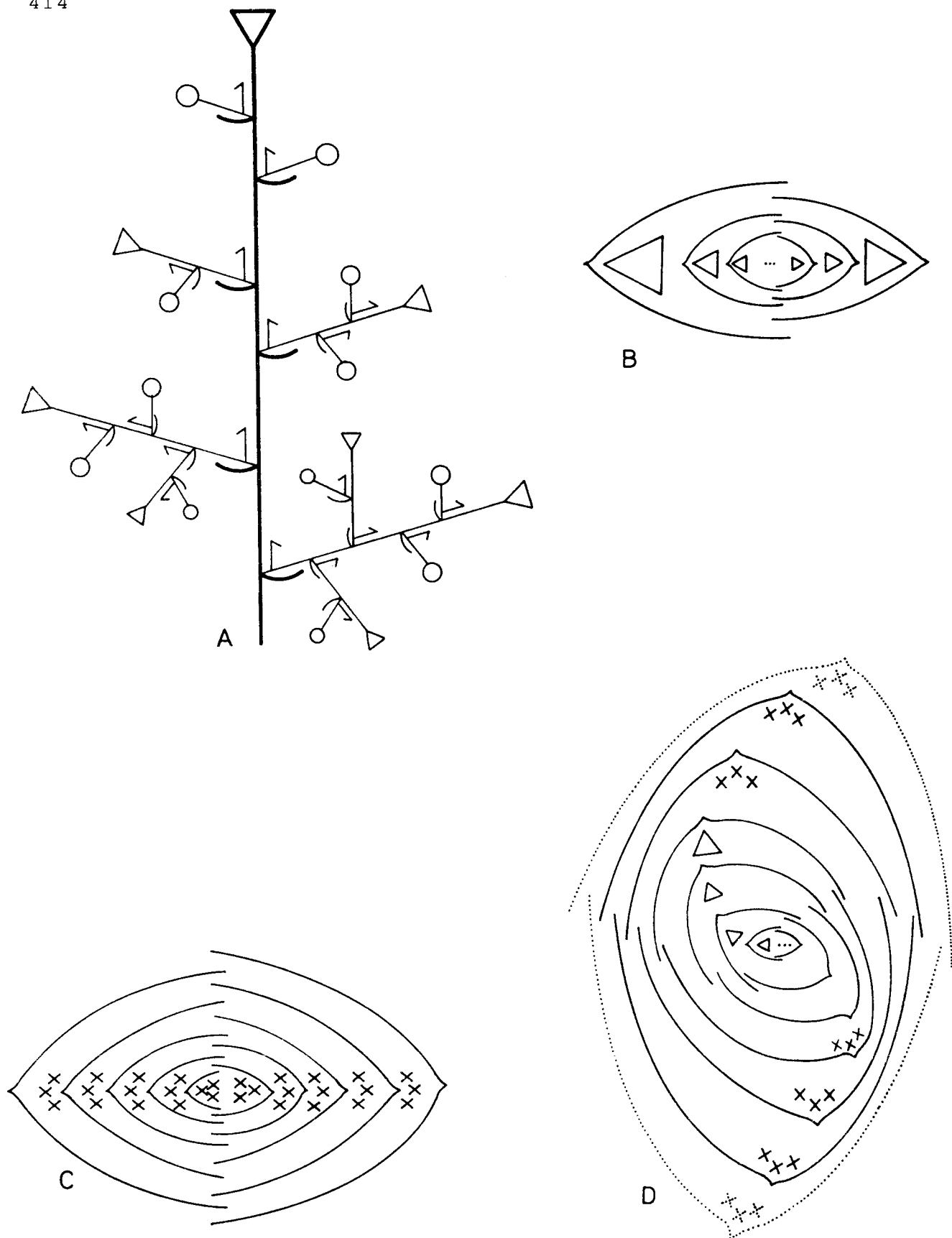


FIG. 8.6.3

*Crosslandia setifolia* W.V. Fitzg. -A: bloemgestel, zijzicht. -B: basaal vr aartje, bovenzicht. -C: normaal m aartje, bovenzicht. -D: normaal 2sl aartje, bovenzicht. (A-D: Lazarides & Adams 8, L).

- Deze aartjes zijn dimorf: er zijn m en daarnaast ook 2sl aartjes; afvallende glumae heb ik niet kunnen waarnemen.
- De m aartjes zijn relatief kort, met een 10-tal distiche glumae, waarvan elk een m bloemetje met 3 meeldraden axilleert.
- De 2sl aartjes zijn in het proximale deel gebouwd als de m aartjes, maar lopen verder uit in een langer distaal deel, met duidelijk verlengde, spirodistiche glumae die elk een vr bloemetje met een trimeer gynoeceium axilleren; de stijlbasis is verdikt, afvallend.
- Aan de basis van de plant komen daarenboven -vaak massaal- nog vr aartjes voor, alleenstaand of enkele samen: in de oksel van gewone bladeren, en dwars op deze vinden we een aantal (10 of meer) zeer verlengde glumae, die elk een vr bloemetje axilleren, met een trimeer gynoeceium, waarop een verdikte en afvallende stijlbasis, een zeer lange stijl en drie stijltakken; deze glumae scheuren zo af van de rachilla, dat de laterale basisdelen op de rachilla blijven vastzitten (\*A).

Besluit: Abildgaardia-type, variant.

B. Embryo: nog niet bestudeerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 181-182, fig. 27).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).

Besluit: fimbristylidoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Blake 17420, Australië (L)
- Lazarides & Adams 8, ibid. (K, L)

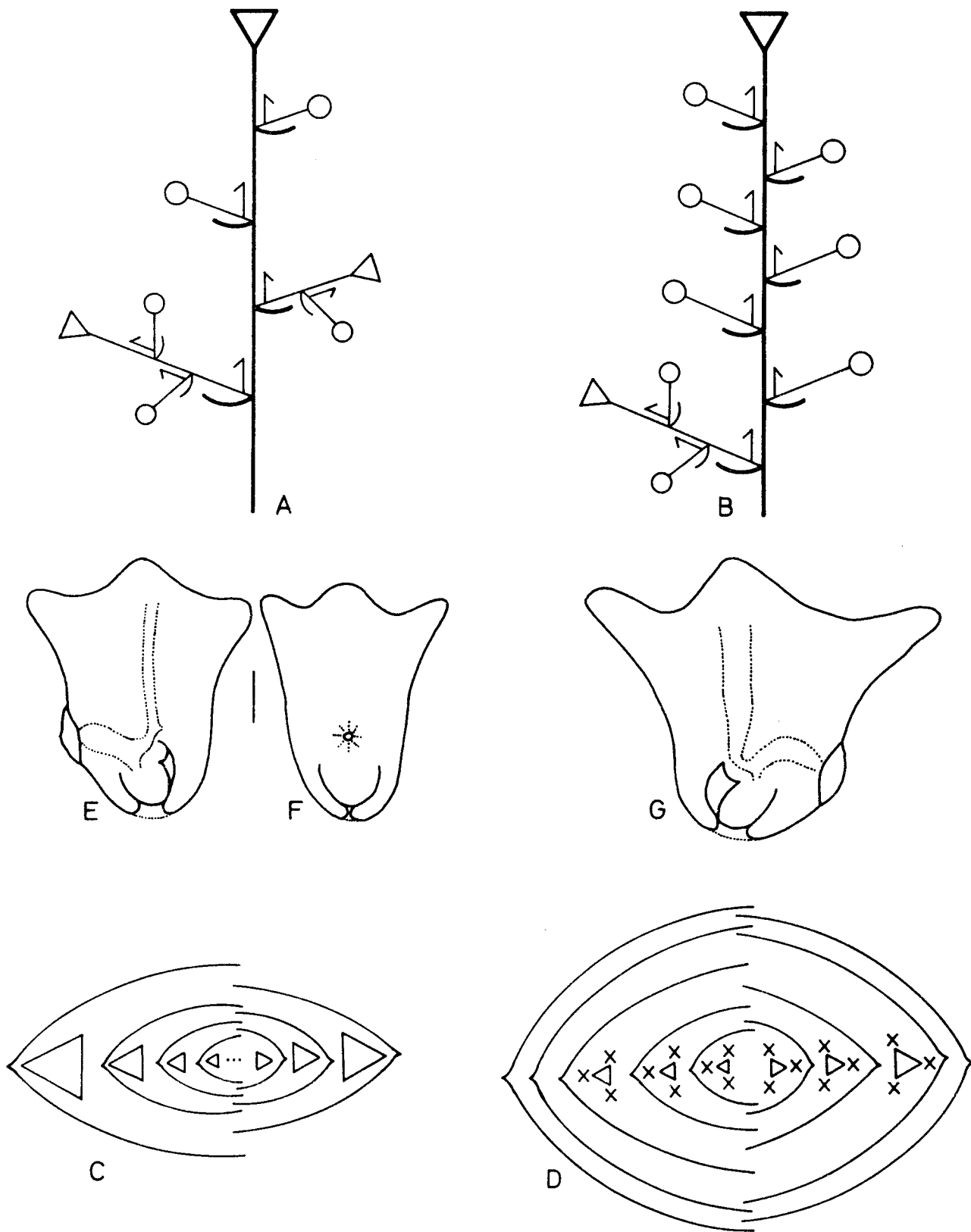


FIG. 8.6.4

*Crosslandia anthelata* Goetgh., spec. nov. provis. -A-B: bloemgestellen, zij-zicht. -C: basaal vr aartje, bovenzicht. -D: normaal 2sl aartje, bovenzicht. -E: normaal embryo, sagittaal. -F: id., frontaal. -G: basikarp embryo, sagittaal. (A-G: Dunlop 3446, K,L).

2) Crosslandia anthelata Goetgh., spec. nov. provis.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.6.4)(\*A)

- Het "normale" bloemgestel bezit zijassen met gestrekte eerste internodia, maar is verder structureel gelijk aan dat van de vorige soort.
- De "normale" aartjes zijn altijd 2sl, ze zijn sterk afgeplat en zijn opgebouwd uit een 10-tal distiche glumae, die elk (behalve de laagste 2-3) een 2sl bloemetje axilleren; de glumae vallen af van de zich strekkende rachilla, die bij oudere aartjes duidelijk zichtbare, donkere internodia vertoont.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+0 meeldraden, zonder glumellae, en een trimeer gynoecium met verdikte, afvallende stijlbasis; de 3 stigmata bezitten papillae met ringvormige verdikkingen.
- De basale aartjes zijn vrijwel identiek aan die van de vorige soort.

Besluit: Abildgaardia-type, variant.

## B. Embryo: (FIG. 8.6.4)

- De omtrek is obtrullaat, met ingezonken flanken en smalle, uitgegroeide kotylrand.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 matig, basaal gericht;  
                  - wk is goed ontwikkeld, iets ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, basaal waarneembaar, dwars op b1.

Besluit: Fimbristylis-type, goed gedifferentieerde variant.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Dunlop 3446, Australië (K, L)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Het voorkomen van dimorfe aartjes bij C. setifolia is wat ik heb vastgesteld op herbariummateriaal. Het is goed mogelijk dat het eigenlijk om twee stadia van eenzelfde type gaat, maar aan de top van de korte, m aartjes kon ik geen vr deel in aanleg waarnemen. Veldwaarnemingen zijn dus aangewezen en gewenst.
- De basale sexuele structuren zijn werkelijk basale aartjes en geen geïsoleerde vr bloemetjes zoals ze bij diverse andere genera worden aangetroffen (RAYNAL 1976c: 123). Echte basale aartjes blijken ook voor te komen bij Bulbostylis basalis Fosb., maar daar zijn de bloemetjes 2sl (HOOPER, in FOSBERG 1977: 381). Meer details zijn gegeven bij de bespreking van het verschijnsel basikarpie (deel 2C).

#### B. Embryo:

- Embryo's uit basale vruchtjes zijn groter, breder, met sterker uitgegroeid kotyl, en een grotere holte boven b1.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- Diverse anatomische kenmerken (vorm van de silica-lichaampjes, de ontwikkeling van de adaxiale hypodermis) doen sterk denken aan de situatie bij Fimbristylis en Abildgaardia (METCALFE 1971: 182).

### 4. Bespreking

De verwantschap met de Fimbristylis-groep lijdt geen twijfel, als we rekening houden met de fimbristylidoïde anatomie, het embryo van het Fimbristylis-type, het bloemgesteltype, de verdikte én afvallende stijlbasis, de papillae op de stigma-ta,...

Binnen deze groep is de affiniteit met Fimbristylis wellicht het sterkst, zeker door de grote overeenkomst in embryo-bouw en vruchtkenmerken. Crosslandia verdient niettemin zeer zeker generische status, door het gekombineerde bezit van verschillende differentiërende kenmerken: basale aartjes met 2sl bloemetjes, distiche plaatsing van de glumae, uitgegroeide kotylrand van het embryo.



### 6.3. Bulbostylis Kunth, nom. cons.

---

#### 1. Taxonomie

Type: Bulbostylis capillaris (L.) C.B. Clarke, typ. cons.

Deze naam werd door KUNTH (1837: 205) als eerste gebruikt voor een aantal soorten die nu als dusdanig bekend staan. Omwille van een voordien gepubliceerd homonym Bulbostylis Steven (= Eleocharis) en een synonym Stenophyllus Rafin. moest voor verder gebruik een konservering worden doorgevoerd. PFEIFFER (1929a & 1930b) heeft dit klaar uiteengezet en er ook op gewezen dat KUNTH eigenlijk slechts een naam voor een nieuw infragenerisch taxon (sectio?) had voorgesteld, een sectio (?) die a.h.w. een brug vormde tussen dat genus en Fimbristylis, maar wellicht beter als genus moest worden beschouwd; effectief is publikatie als genus toen niet gebeurd. De eerste auteur die Bulbostylis Kunth weer opneemt en dan als genus blijkt pas CLARKE (1894a: 651) te zijn; dit feit heeft dan weer voor gevolg, indien de gekorrigeerde versie van de konservering (HOOPER 1968: 446) zou worden aanvaard, en dus ook de latere publikatiedatum, dat dan ook weer alle ondertussen geldig gepubliceerde namen voor de Bulbostylis-groep, net zoals Stenophyllus Rafin. bij de nom. rej. moeten worden opgenomen. Voor zover me bekend is, zou het maar om een enkele naam gaan, Oncostylis Nees, een naam die slechts in de vorige eeuw enkele keren is gebruikt (NEES 1842: 80; BÖCKELER 1870: 736; BENTHAM 1883: 1049).

Veel taxonomische betwisting heeft zich afgespeeld rond de grenzen met Fimbristylis en Abildgaardia, zoals bij de taxonomie van dit laatste genus wordt aangetoond (genus 6.4.). Terwijl vroeger vooral met het al of niet afvallen van de stijlbasis werd rekening gehouden om een soort in resp. Fimbristylis of Bulbostylis onder te brengen, is sinds de embryografische bevindingen door VAN DER VEKEN (1965: 323-328, 333-336) duidelijk gebleken, dat deze te eenvoudige, te mechanische verdeling de reële affiniteiten niet weergeeft, en dat eigenlijk een combinatie van kenmerken vereist is: beharing aan de bovenrand van de bladschede, beharing van de glumae, vorm van het bloemgestel, vruchtwandversiering, embryotype,...

Zoals ook reeds aangetoond bij Abildgaardia bestaat er geen absolute korrelatie tussen al deze kenmerken, en zijn er altijd wel een of meer soorten die voor een bepaald kenmerk eerder op soorten uit het "andere" genus gaan lijken. Lezenswaardige bedenkingen hierover zijn te vinden bij KRAL (1971: 57-59), en de daar gekozen eerder konservatieve houding wordt ook hier aangehouden, vermits aan de stand van onze kennis over dit complex niets essentieels is veranderd.

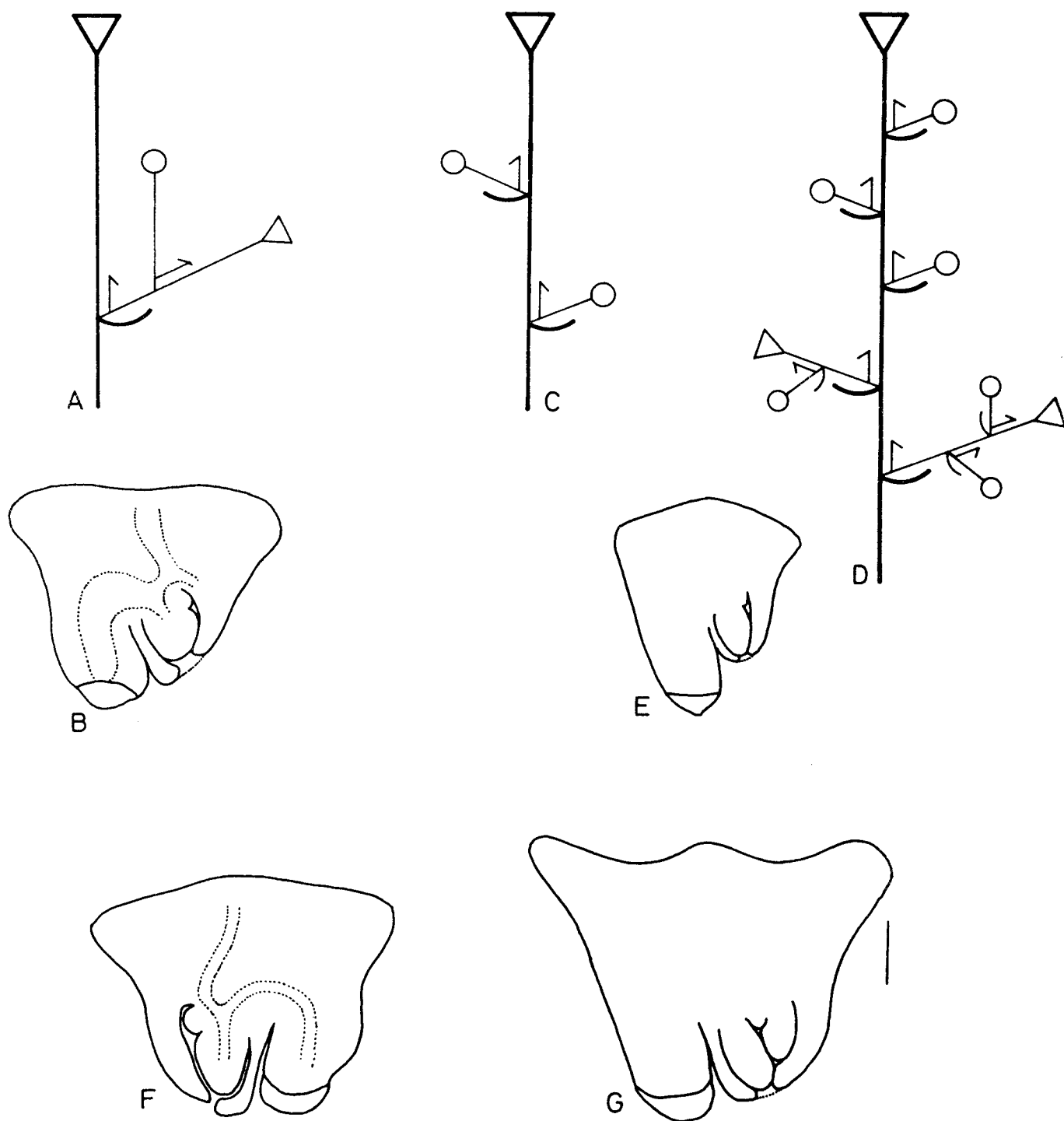


FIG. 8.6.5

Bulbostylis melanocephala (Ridl.) C.B. Clarke —A: bloemgestel, zijzicht. —B: embryo, sagittaal. (A-B: Bamps c.s. 4065, BR).

B. oligostachys (A. Rich.) Lye —C: bloemgestel, zijzicht. (C: Lisowski c.s. 9797, BR).

B. coleotricha (A. Rich.) C.B. Clarke —D: bloemgestel, zijzicht. —E: embryo, sagittaal. (D: Gérard 4114, BR; E: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 41K).

B. barbata (Rottb.) C.B. Clarke —F: embryo, sagittaal. (F: naar SHAH 1965: fig. 19).

B. pilosa (Willd.) Cherm. —G: embryo, sagittaal. (G: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 41I).

Het eenvoudigste, meest gebruikte en ook nog goed met andere criteria gekorreleerde kenmerk (GORDON-GRAY 1971: 550) is de toestand van de stijlbasis: kort verbreed, langs een zuiver vlak afscheurend van de rest van de stijl, blijvend en meestal opvallend donkerder dan het vruchtje (bij de meeste Bulbostylis); of langer verbreed, zonder scheurvlak en afvallend met de rest van de stijl, niet opvallend donkerder gekleurd (bij de meeste Fimbristylis). Er zijn evenwel een aantal soorten die volgens de meeste kenmerken in Bulbostylis thuishoren, maar toch niet de blijvende, verdikte stijlbasis vertonen. Om de problemen ten top te drijven is onlangs zelfs een soort met een slechts heel weinig tot vrijwel niet verdikte en ook nog afvallende stijlbasis als B. basalis (FOSBERG 1977) beschreven. HOOOPER (in FOSBERG 1977: 831-832) wijdt een interessante en gedetailleerde bespreking aan deze soort en haar affiniteit tot Scirpus, Nemum, Fimbristylis, Abildgaardia en Bulbostylis. Door het embryotype, het anatomietype, de aanwezigheid van een toefje lange haren aan de top van de bladschede, de habitus, de ringvormig verdikte stigmapapillen hoort deze soort zeker in de Abildgaardieae thuis, en staat ze het dichtst bij Bulbostylis, maar daarvan mist ze toch een "essentieel" morfologisch kenmerk, de verdikte en blijvende stijlbasis...

Een ander bruikbaar criterium is de aanwezigheid van een toefje lange witte haren aan de top van de bladschede, wat KRAL (1971: 62) op grond van Amerikaans materiaal zelfs als een exclusief kenmerk voor Bulbostylis kon gebruiken. Ook voor de Afrikaanse soorten lijkt dit kenmerk betrouwbaar, hoewel enkele dwergsoorten en dwergvormen van grotere planten met kale bladscheden zijn beschreven.

## 2. Algemene gegevens

### A. Bloemgestel: (FIG. 8.6.5)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een dicht NVP, de bracteae hebben geen gesloten bladschede, de profyllen zijn alle goed ontwikkeld.
- De zijassen vertakken vaak volgens een gemengd PVP-NVP, met overal goed ontwikkelde profyllen, en al of niet gestrekt eerste internodium, althans bij soorten met een samengetrokken bloemgestel; de bestudeerde soorten met een open bloemgestel vertoonden een zuivere anthela, zonder PVP (\*A).

## 6.3. Bulbostylis

- Het aartje is opgebouwd uit een groot aantal spiralig, zelden distich geplaatste glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 1-3 meeldraden, zonder glumellae, en een trimeer (zelden dimeer) gynoecium; de stijlbasis is verbreed en blijvend (zelden niet verdikt of afvallend).

Besluit: Fimbristylis-type, zelden Abildgaardia-type.

B. Embryo: (SHAH 1965: fig. 19; VAN DER VEKEN 1965: 333-336, fig. 41 C-M, fig. 39 J-K) (FIG. 8.6.5)

- Sagittaal: - de omtrek is breed tot zeer breed tolvormig, met een afgevlakt tot iets gerugd kotyl, zelden umbonaat;
  - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 matig tot goed, soms is een b3 aanwezig; oorspronkelijk lateraal, maar door een sterke uitgroei basaal naast wk;
  - wk is goed ontwikkeld, basaal.
- Frontaal: - de omtrek is breed omgekeerd driehoekig, het kotyl is afgerond;
  - ks is spleetvormig, en ligt (secundair) basaal, dwars op b1.

Besluit: Bulbostylis- of Abildgaardia-type.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 122-123, fig. 133-135).
- CHERMEZON (1937: 187).
- GOVINDARAJALU (1966).
- GORDON-GRAY (1971: 557-563, fig. 5, 7, sub Fimbristylis contexta (Nees) Kunth).
- METCALFE (1971: 94-100, fig. 15 & 271-277, sub Fimbri-stylis hispidula Kunth).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).

Besluit: fimbristylidoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- B. abortiva (Steud.) C.B. Clarke:  
H. Vanderyst 6429, Zaïre (BR)
- B. barbata (Rottb.) C.B. Clarke:  
L. Dubois 1440, Zaïre (BR)
- B. burchellii (Fic. et Hiern) C.B. Clarke:  
J.B. Phipps 36, Zimbabwe (BR)
- B. capillaris (L.) C.B. Clarke:  
H. Moldenke 6124, USA (BR)
- B. cardiocarpoides Cherm.:  
H. Vanderyst 28182, Zaïre (BR)
- B. cioniana (Savi) Lye: J. Lebrun 1460, Zaïre (BR)
- B. coleotricha (Hochst. ex A. Rich.) C.B. Clarke:  
P. Gérard 4114, Zaïre (BR)
- B. cupricola Goetgh.: J. Léonard 5248, Zaïre (BR)
- B. densa (Wall.) Hand.-Mazz.:  
G. Gardner 964, Sri Lanka (BR)
- B. fimbristylidoides C.B. Clarke:  
E.A. Robinson 6618, Zambia (B)
- B. hispidula (Vahl) R. Haines:  
G.F. de Witte 5218, Zaïre (BR)
- B. melanocephala (Ridl.) C.B. Clarke:  
P. Bamps et al. 4065, Angola (BR)
- B. microelegans (Lye) R. Haines:  
J. Lewalle 495, Burundi (BR)
- B. micromucronata Goetgh.: Overlaet 610, Zaïre (BR)
- B. nemoides Goetgh.: M. Reekmans 3240, Burundi (BR)
- B. pilosa (Willd.) Cherm.:  
M. Reekmans 1492, Burundi (BR)
- B. rumokensis Cherm. ex Goetgh.:  
G.F. de Witte 1356, Zaïre (BR)
- B. stenophylla (Ell.) C.B. Clarke:  
T. Bradley & J. Stevenson 3401, USA (BR)
- B. viridecarinata (De Wild.) Goetgh.:  
R. Germain 5774, Zaïre (BR)
- B. wombaliensis (De Wild.) R. Haines:  
H. Vanderyst 1077, Zaïre (BR)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- In de taxonomische bespreking is reeds aangetoond dat ook hier, zoals bij de verwanten Abildgaardia en Fimbristylis, het grootste deel van de soorten beantwoorden aan een algemeen patroon, en slechts enkele wijken daar in min of meer mate van af, door bvb. hun afvallende stijlbasis (B. hispidula, B. cioniana), dimeer ovarium (B. humilis, B. striatella),...

## B. Embryo:

- Een probleemgeval vormt hier B. hispidula (Vahl) R. Haines, met een embryo dat morfologisch dicht bij Bulbostylis aansluit (hoewel de kotelrand toch al iets gepro-  
nonceerd is en het centrum licht umbonaat: Abildgaardia-  
kenmerken), maar een zeer goed ontwikkeld b2 en een dui-  
delijke b3 bezit, en dit zijn zeer duidelijke Abild-  
gaardia-eigenschappen (VAN DER VEKEN 1965: 327, fig.  
39J). Anderzijds staan de kleine glumae echter spiralig  
ingeplant, en tot overmaat van ramp valt de stijlbasis  
meestal vroegtijdig af. De verwant B. cioniana (Savi)  
Lye heeft wel een typisch Bulbostylis-embryo (VAN DER  
VEKEN 1965: 327).

## C. Vegetatieve anatomie: —

## 4. Bespreking

Mutatis mutandis geldt de bespreking van Abildgaardia ook hier: globaal gezien kan men Bulbostylis morfologisch onder-  
scheiden van Abildgaardia en Fimbristylis, door de verdikte en  
meestal blijvende stijlbasis, de meestal spiralige plaatsing  
van de glumae, de meestal fijne bladeren met lange haren aan de  
top van de bladschede. Deze kenmerken zijn verder goed gekorre-  
leerd met het voorkomen van het Bulbostylis-embryotype, maar  
ook weer niet volledig, zoals de bespreking van B. hispidula  
aantoont.

Van Fimbristylis blijkt dit genus duidelijk te verschil-  
len o.a. door het sterk verschillend gebouwd embryo. Verder is  
ook de algemene habitus, de stijlbasis, het bloemgestel (met  
PVP: GUAGLIANONE 1970) verschillend. De grens met Abildgaardia  
is veel vager en berust op relatief kleine verschillen, maar  
een versmelting van beide genera, zoals LYE (1973, 1974, 1982)  
heeft uitgevoerd, vind ik nog wat voorbarig, vooral omdat een  
wereldmonografie van dit hele complex vooralsnog ontbreekt,  
d.w.z. dat nog heel wat soorten en dus ook de variabiliteits-  
grenzen van de drie genera niet of onvoldoende zijn gekend.

Zeer interessant is de formulering door GORDON-GRAY in  
een van haar zoals steeds goed doordachte werken (GORDON-GRAY  
1971: 567), waar ze de drie genera poogt te definiëren, zich  
vnl. baserend op het embryotype, met enige bijkomende, min of  
meer gekorreleerde kenmerken.

## 6.4. Abildgaardia Vahl

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: Abildgaardia monostachya (L.) Vahl, nom. illeg. (= A. ovata (Burm. f.) Kral) (SVENSON 1957: 556)

Bij de beschrijving van Abildgaardia door VAHL (1805: 296-297) zijn meteen twee soorten gevoegd, A. monostachya (L.) Vahl en A. tristachya Vahl, nu resp. als A. ovata (Burm. f.) Kral en A. triflora (L.) Abeywickr. gekend. Beide soorten horen ontegensprekelijk tot hetzelfde genus, wat dus voor de lectotypificatie geen problemen meebrengt. Er is echter nog een wat jonger genus Iria (L.C. Rich.) R.A. Hedwig bekend, gebaseerd op Cyperus sectio Iria L.C. Rich, met twee taxa, die echter beide in hun synonymie Cyperus monostachyos bezitten, waardoor Iria nu compleet met de oudere en dus prioritaire naam Abildgaardia samenvalt. Omwille van enige onzekerheid i.v.m. de publikatiedatum is Iria vermeld als nom. rej. versus Fimbristylis Vahl, waarin Abildgaardia Vahl is opgenomen (VOSS 1983: 318), hoewel dit nu eigenlijk niet meer nodig lijkt sinds het bekend worden van de meer exacte publikatiedatum van Vahl's Enumeratio Plantarum (RAYNAL 1977b: 44-45).

Omwille van de centrale positie die dit genus inneemt in het Fimbristylis/Bulbostylis-complex, worden de taxonomische problemen i.v.m. deze taxa hier gedetailleerd uiteengezet. Algemeen gesteld kan het probleem worden geresumeerd als volgt: bij een taxonomische behandeling van dit complex kan men twee houdingen aannemen, ofwel worden alle soorten verenigd tot een Fimbristylis sensu latissimo, ofwel erkent men genera binnen dit complex en dan beginnen de problemen: hoeveel taxa? waar liggen de grenzen? Vandaar de volgende indeling...

Eerste mogelijkheid: omwille van de blijkbaar vage (d.w.z. niet onmiddellijk evidente) grenzen wordt alles onder een noemer gebracht en verenigd in Fimbristylis, zoals bij BÖCKELER (1870: 736), BENTHAM (1878: 301, 321 & 1883: 1049), RIDLEY (1884: 150), SCHUMANN (1895: 124) en KOYAMA (1961: 71, 100). Recent wordt deze oplossing niet meer aanvaard.

Tweede mogelijkheid: Abildgaardia wordt ingesloten in Fimbristylis, omwille van de afvallende stijlbasis (en andere gelijkenissen, zoals grote, gladde glumae en bladscheden zonder lange haren aan de top), terwijl Bulbostylis afzonderlijk worden gehouden. Dit is de meest gevolgde opvatting, o.a. bij CLARKE (1902: 413), CHERMEZON (1937: 171), OHWI (1938: 571), BLAKE (1940: 1), NAPPER (1965: 6), GORDON-GRAY (1966a & 1966b), GUAGLIANONE (1970: 44), HOOPER & NAPPER (1972: 324), KERN (1974: 565).

Derde mogelijkheid: Fimbristylis wordt onderscheiden van Abildgaardia, waarin echter Bulbostylis is opgenomen, dit vooral o.i.v. de embryografische bevindingen van VAN DER VEKEN (1965: 327-328) die in deze richting wijzen. Alleen recent is dit toegepast, bij LYE (1973, 1974 & 1982) en MEDWECKA-KORNAS & KORNAS (1985: 64).

Vierde en hier aanvaarde mogelijkheid: drie afzonderlijke genera worden erkend, omwille van een aantal redenen die even verder worden besproken. Deze opinie is eveneens zelden aangehouden, bij ROBYNS & TOURNAY (1955: 259-266), KRAL (1971) en GOETGHEBEUR & COUDIJZER (1984 & 1985).

Het probleem wordt gevormd door het niet absoluut gekorreleerde karakter van de gebruikte kenmerken om de drie taxa uit een te houden, nl. het afvallen of blijven van de stijlbasis, de lange haren aan de bovenrand van de bladschede, de vruchtwandversiering, het embryotype, het voorkomen van intraprofyllaire bloemgestelknoppen,... Voor de bulk van de soorten bestaat nochtans een mooie korrelatie, maar telkens vinden we een aantal soorten die in een of meer kenmerken afwijken van wat we zouden kunnen (of willen...) verwachten.

Enkele voorbeelden:

- 1) Bulbostylis pilosa (Willd.) Cherm. heeft een embryo van het Abildgaardia-type en ook de aartjes zijn distich opgebouwd (zeldzaam bij Bulbostylis), maar de vruchtwand is helemaal zoals bij Bulbostylis en ook de lange haren aan de bovenrand van de bladschede zijn goed ontwikkeld... CLARKE (1902: 425, 436) beschrijft deze ene soort eerst als Fimbristylis africana C.B. Clarke, en enkele pagina's verder als Bulbostylis aphyllanthoides C.B. Clarke, misleid door het soms vroeg afvallen van de stijlbasis.
- 2) Bulbostylis hispidula (Vahl) R. Haines, B. cioniana (Savi) Lye, B. viridecarinata (De Wild.) Goetgh., en B. wombaliensis (De Wild.) R. Haines lijken habitueel zeer goed op Bulbostylis-soorten (CLARKE 1902: 419), hun embryo is zoals bij Bulbostylis, ook de vruchtwandversiering, maar de stijlbasis valt meestal af voor de vruchtrijsheid, al of niet met de rest van de stijl, zoals bij Fimbristylis.



- 3) Bulbostylis oligostachys (Hochst. ex A. Rich.) Lye is meestal als Fimbristylis oligostachys Hochst. ex A. Rich. beschreven en opgenomen in floristische werken, in feite op grond van slechts 1 kenmerk: de afvallende stijlbasis. Alle andere kenmerken wijzen naar Bulbostylis (stengel en bladeren dicht behaard, bladschedetop met lange haren, bloemgestel samenge trokken, dicht en kort behaarde glumae, vorm van het vruchtje, vruchtwandversiering). Aangezien ook de stijlbasis zelf morfologisch beter op die van een Bulbostylis leek, kon ik niet aan de verleiding weerstaan om even het embryotype van deze soort te bepalen. Zoals met quasi zekerheid kon worden voorspeld, bleek dit tot het Bulbostylis-type te behoren. Het is dus duidelijk dat ook dit zeer bekende stijlbasiskriterium niet of niet altijd als discriminator kan worden gebruikt.

Uit recent werk (GOETGHEBEUR & COUDIJZER 1984 & 1985) is gebleken dat de drie genera vrij eenvoudig kunnen worden onderscheiden, op grond van een combinatie van kenmerken:

- 1) Fimbristylis, met een embryo van het Fimbristylis-type, afvallende stijlbasis, vruchtwand met horizontaal gestrekte of isodiametrische cellen op verticale rijen zonder siliciumkegels, meestal een antheloïd bloemgestel, glumae spiralig of (zelden) distich, bladschede met kale bovenrand en laminae eerder breed.
- 2) Bulbostylis, met een embryo van het Bulbostylis- of Abildgaardia-type, meestal blijvende stijlbasis, vruchtwand met vertikaal gestrekte cellen, soms min of meer isodiametrisch maar dan met siliciumkegeltjes, zeer zelden horizontaal gestrekt, vaak een samengetrokken bloemgestel, glumae spiralig of (zelden) distich, lange haren aan de bovenrand van de bladschede, meestal zeer smalle bladlaminae.
- 3) Abildgaardia, met een embryo van het Abildgaardia-type, een afvallende stijlbasis, een duidelijk gesteeld, vaak knotsvormig vruchtje, vruchtwand met isodiametrische cellen en vaak opvallende tuberkels, bloemgestel met 1-weinig aartjes, altijd distiche glumae, kale bladschede.

Als bijkomend argument kan ik nog wijzen op het veelzeggende feit dat ook bij auteurs, die ofwel Abildgaardia in Fimbristylis opnemen, of Bulbostylis in Abildgaardia insluiten, dit laatste taxon steeds als afzonderlijke entiteit (subgenus of sectio) behouden blijft: blijkbaar wordt de natuurlijkheid van dit taxon nergens ontkend, maar verschilt als zo dikwijls slechts de taxonomische appreciatie die aan de genoteerde verschillen wordt toegekend. Even ter illustratie een citaat uit

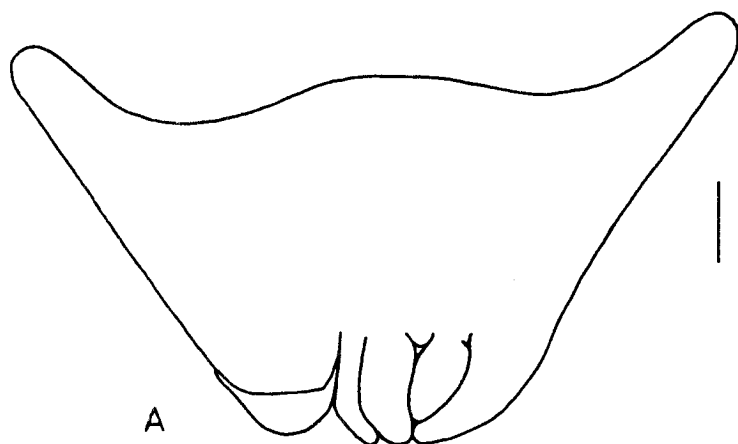


FIG. 8.6.6

Abildgaardia oxystachya (F.v.Muell.) Goetgh., comb. nov. provis. -A: embryo, sagittaal. (A: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 39L).

LYE (1982: 757): "species of subgen. Bulbostylis differ from species of subgen. Abildgaardia in their hairy mouth of the leaf-sheaths, and their generally much smaller spikelets, glumes and nutlets".

BLAKE (1969: 5) overweegt ook een herwaardering van Abildgaardia als genus, vnl. weer op grond van het verschillende embryotype met zijn zeer breed kotyl, maar mede steunend op verschillen in habitus, morfologie en areaal (Abildgaardia kent zijn grootste soortenconcentratie in Australië, Fimbristylis in Zuidoost-Azië, Bulbostylis in Afrika en Amerika. Ook HOOPER (in FOSBERG 1977: 832) denkt, zoals hier, dat Abildgaardia door een combinatie van kenmerken (o.a. de afvallende stijlbasis, zeer breed embryokotyl,...) voldoende verschillend is van Bulbostylis om beide taxa als genus te behouden.

Als besluit wil ik hier even herhalen wat ik reeds elders had kunnen schrijven (GOETGHEBEUR & COUDIJZER 1985: 209): "Concluding, Fimbristylis, Abildgaardia and Bulbostylis are to be treated as three separate taxa of the same rank, either as three subgenera of a Fimbristylis sensu latissimo, or when a more restricted generic concept is preferred, as three separate taxa within the tribe Abildgaardiaceae. In our opinion, Abildgaardia and Bulbostylis are representing independent specialized offsprings from a more primitive fimbristylidoid stock".

## 2. Algemene gegevens

### A. Bloemgestel: (\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een dicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede; altijd is een goed ontwikkeld profyl aanwezig.
- De zijassen zijn meestal niet vertakt, indien wel dan volgens een dicht NVP, al of niet op een gestrekt eerste internodium.
- De aartjes zijn opgebouwd uit een (groot) aantal (spiro)distich geplaatste glumae, elk (behalve soms de laagste) met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje is opgebouwd uit 2-3 meeldraden, zonder glumellae, en een trimeer gynoecium; de stijlbasis is verdikt en afvallend met de rest van de stijl.

Besluit: Abildgaardia-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 327-328, 336, fig. 39L, 41I, sub Fimbristylis, Bulbostylis) (FIG. 8.6.6)

- Sagittaal: - de omtrek is breed trapezioïd, met licht ingebogen flanken en zeer breed kotyl met opstaande randen en papilvormig centrum;
  - b1 en b2 zijn zeer goed ontwikkeld, oorspronkelijk lateraal, maar door een sterke uitgroei lateraal naast wk;
  - wk is goed ontwikkeld, basaal.
- Frontaal: - de omtrek is breed omgekeerd driehoekig, met licht ingebogen flanken en kotyl met opstaande randen en papilvormig centrum;
  - ks is spleetvormig en ligt (secundair) basaal, dwars op b1.

Besluit: Abildgaardia-type.

C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1937: 171, 173).
- GORDON-GRAY (1971: fig. 6, 8, sub Fimbristylis ovata).
- METCALFE (1971: 65-66, fig. 10 A-B).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).
- SHARMA & MEHRA (1972: fig. 10-11, sub Fimbristylis monostachyos).

Besluit: fimbristylidoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- A. hygrophila (Gordon-Gray) Lye:
  - J. Kornas 2792, Zambia (GENT)
- A. macrantha (Böck.) Goetgh., **comb. nov. provis.:**
  - K.L. Wilson 5261, Australië (GENT)
- A. ovata (Burm. f.) Kral:
  - M.S. Clemens 4254, Nieuw-Guinea (GENT)
  - P. Goetghebeur 4337, Zaïre (GENT)
  - J. Kornas 3114, Zambia (GENT)
- A. oxystachya (F.v.Muell.) Goetgh., **comb. nov. provis.:**
  - K.L. Wilson 4927, Australië (GENT)
  - K.L. Wilson 4935, ibid. (GENT)
- A. pachyptera (S.T. Blake) Goetgh., **comb. nov. provis.:**
  - K.L. Wilson 5207, Australië (GENT)
- A. triflora (L.) Abeywickr.:
  - A. Moura et al. 445, Mozambique (WAG)

### 3. Bespreking

Uitwendig morfologisch zijn deze soorten vrij goed te onderscheiden van de Fimbristylis- en Bulbostylis-soorten door een combinatie van kenmerken: grote, afgeplatte aartjes, met lange, distich geplaatste glumae, bloemgestel uit 1 of weinig aartjes opgebouwd (\*A), vaak hoofdjesachtig samengetrokken, vruchtje gesteeld, en vruchtwandoppervlak tuberculaat, stijlbasis afvallend met de rest van de stijl. Deze kenmerken zijn goed gekorreleerd met het voorkomen van het Abildgaardia-embryotype, maar niet volledig: men kent soorten die dit embryotype vertonen samen met Bulbostylis-kenmerken, als een verdikte en min of meer blijvende stijlbasis, horizontaal geribbeld vruchtje, lange haren aan de bladschedetop.

De kerngroep van Abildgaardia is dus duidelijk te onderscheiden van beide andere genera, maar door het voorkomen van enkele overgangsoorten is de grens met de nauwste verwant Bulbostylis eerder vaag te noemen. Meer bepaald moeten de Australische Abildgaardia-soorten aan een zeer nauwkeurig onderzoek worden onderworpen, om uit te maken of de vruchtmorfologie en eventueel nog andere kenmerken toelaten om het genus als dusdanig van Bulbostylis te onderscheiden. Er bestaat echter een grote kans dat het "Abildgaardia-type" (aartje, embryo) een aantal keren binnen de grote groep van Bulbostylis-soorten is ontstaan, waardoor we nu enige moeilijk samen te brengen parallele vormen kennen; een daarvan is Abildgaardia s.s., dat eenvoudig kan worden herkend aan het vruchtje (gesteeld, bijna bolvormig, met opvallende tuberkels), ook de Australische soorten.

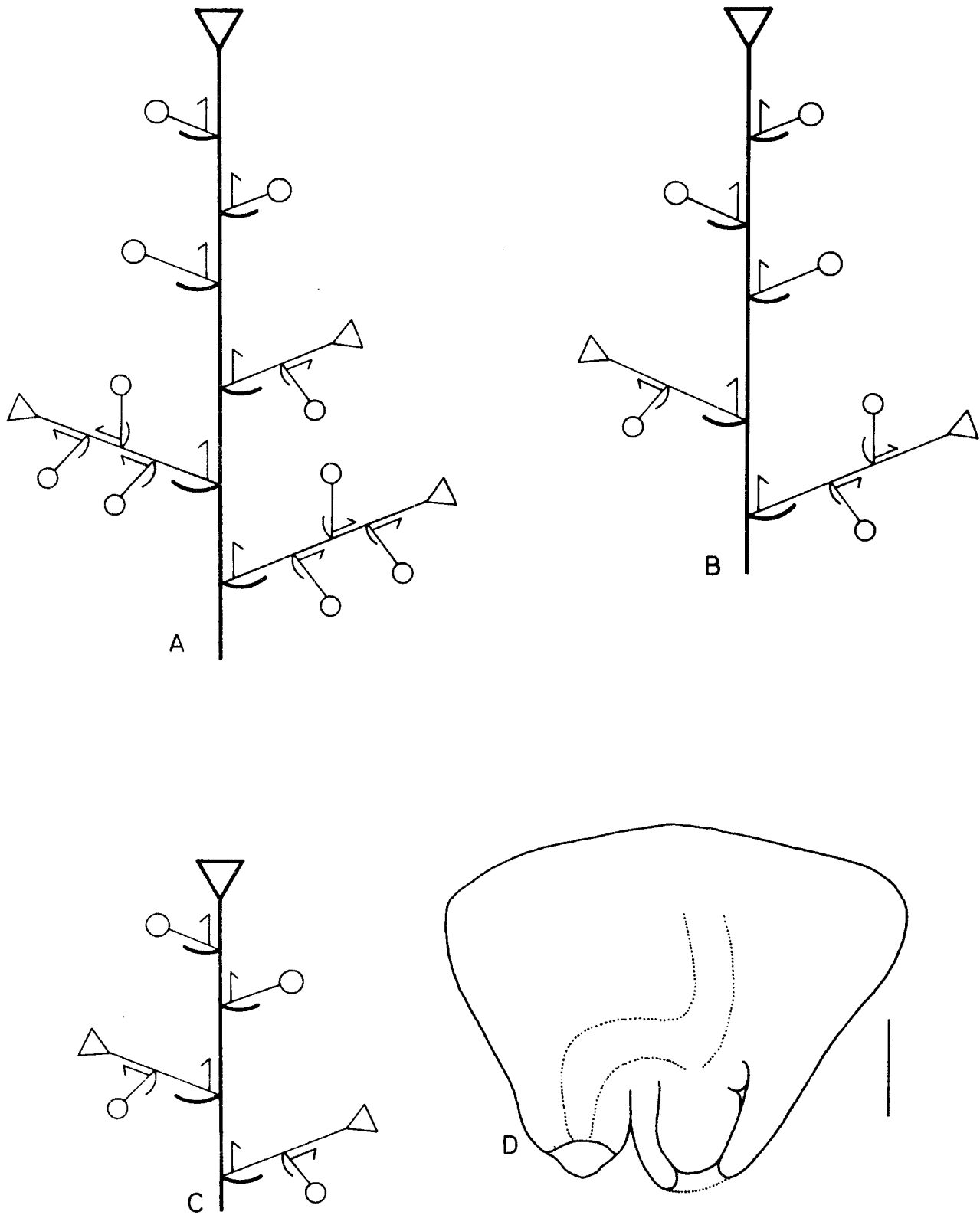


FIG. 8.6.7

*Nemum bulbostylidoides* (Hooper) J. Raynal -A-C: bloemgestellen, zijzicht. -D: embryo, sagittaal. (A-D: Jacques-Félix 1922, P).

## 6.5. Nenum Desv. ex Hamilt.

---

### 1. Taxonomie

Type: Nenum spadiceum (Lam.) Desv. ex Hamilt.

Het type van dit vrij oude, maar lang miskende genus is een bijzonder sierlijke Westafrikaanse soort, N. spadiceum (Lam.) Desv. ex Hamilt. (RAYNAL 1973: 147-148). Langs een omweg via Schoenus (VAHL 1805: 210) kwam dit tenslotte in de afvalbak Scirpus terecht (BÖCKELER 1870: 493), net zoals ook nog drie andere soorten in Scirpus zijn beschreven (KÜKENTHAL 1921: 7; CHERMEZON 1931b: 25; HOOPER 1972: 581). CLARKE (1902: 447 & 1908a: 111) ziet toch wel redenen om Nenum op sectio-niveau te behouden, en wordt hierin gevolgd door enkele latere auteurs (CHERMEZON 1931b: 24; VAN DER VEKEN 1965: 307). RAYNAL (1973: 148) tenslotte combineert een aantal anatomische, embryografische en bloeimorfologische kenmerken, en komt dan tot het besluit om Nenum op genusniveau te restaureren, als een "petit genre très naturel" (RAYNAL 1973: 150), waarvan hij als nauwste verwant Bulbostylis vermeldt. Merkwaardigerwijze komt ook LYE (1973: 328) in datzelfde jaar, en maar enkele maanden later, tot quasi eendere besluiten: Nenum wordt als genus erkend, en zou verwant zijn met Abildgaardia (incl. Bulbostylis)...

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Nenum bulbostylidoides (S. Hooper) J. Rayn.

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.6.7)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een dicht NVP; de bracteae bezitten geen gesloten bladschede, de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- De zijassen herhalen het patroon van de hoofdas, maar bij de laagste zijassen is het internodium tussen het profyl en de eerste bractea (of gluma) gestrekt.
- Het aartje bestaat uit een groot aantal spiralig ingeplante glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje is opgebouwd uit 3 meeldraden zonder glumellae, en een dimeer gynoecium, dorsiventraal afgeplat; de stijl valt volledig af, de stijlbasis is niet verdikt.

Besluit: Fimbristylis-type.

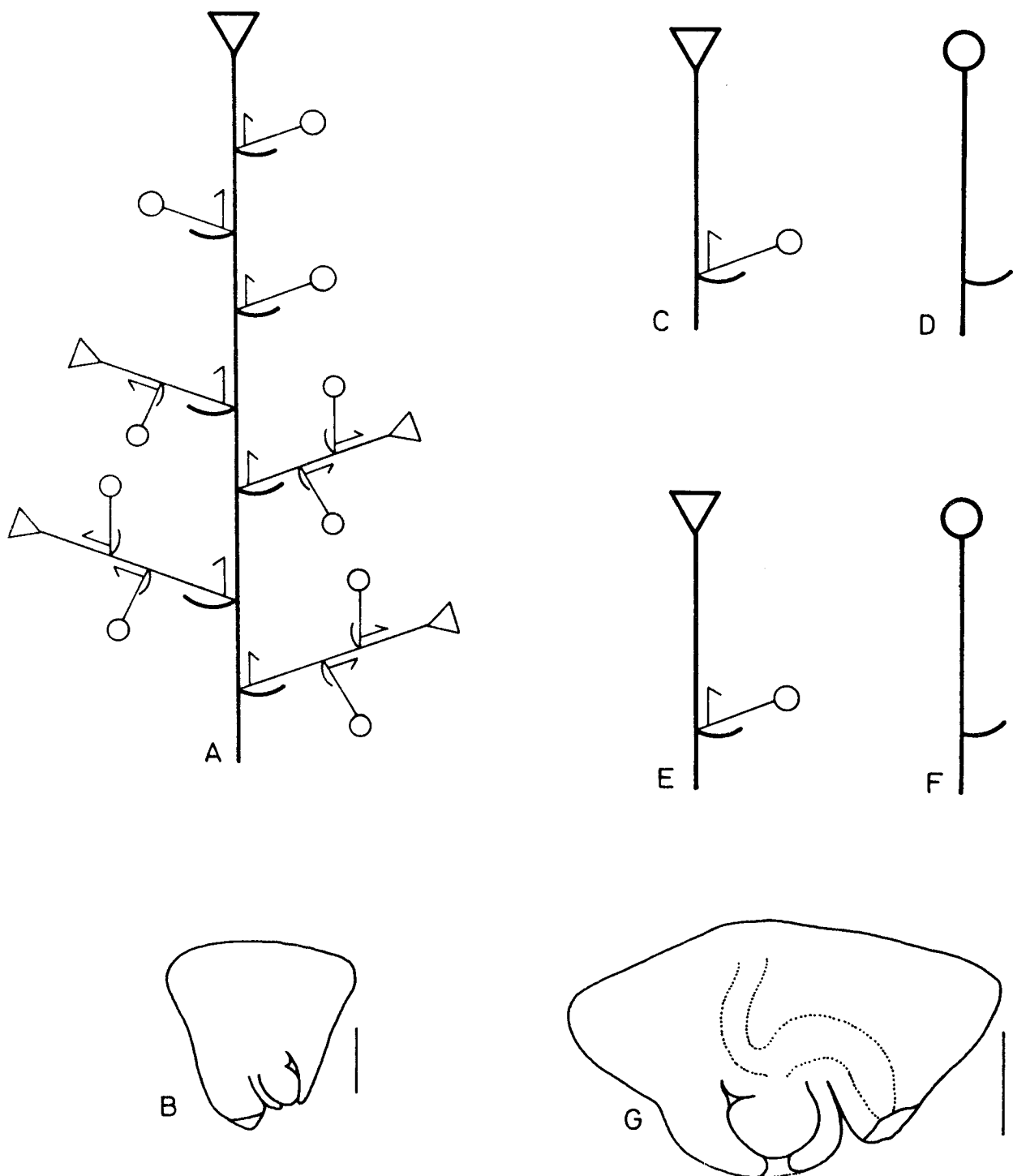


FIG. 8.6.8

*Nemum equitans* (Kük.) J. Raynal -A: bloemgestel, zijzicht. -B: embryo, sagittaal. (A-B: Robinson 2681, P).

*N. atracuminatum* Goetgh., spec. nov. provis. -C-D: bloemgestellen, zijzicht. (C-D: Robinson 4677, BR).

*N. spadiceum* (Lam.) Desv. ex Hamilt. -E-F: bloemgestellen, zijzicht. -G: embryo, sagittaal. (E-F: de Wilde 4319, WAG; G: Morton SL 2712, WAG).



## B. Embryo: (FIG. 8.6.7)

- Sagittaal: - de omtrek is breed obtrullaat;
  - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 vrij goed ontwikkeld, basaal;
  - wk is goed ontwikkeld, basaal door secundaire uitgroeiing uit de laterale positie, iets korter dan het koleoptiel.
- Frontaal: - de omtrek is obovaal, met een smalle basis;
  - ks is smal ellipsvormig, ligt door de vrijwel symmetrische koleoptielontwikkeling basaal, dwars op b1.

Besluit: Bulbostylis-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J.G. Adam 16472, Liberia (MT)
- H. Jacques-Félix 1922, Guinée (P)
- R. Schnell 3711, Liberia (P)

2) Nenum equitans (Kük.) J. Rayn.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.6.8)(\*A)

- Zoals bij N. bulbostylidoides, maar het gynoecium is trimeer, de stijlbasis is heel lichtjes verdikt, de stigmata bezitten papillen die na de bloei krimpen en ringvormige verdikkingen vertonen.

Besluit: Fimbristylis-type.

## B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: fig. 41N) (FIG. 8.6.8)

- Zoals bij N. bulbostylidoides, maar de wk-uitgroeiing wat langer dan het koleoptiel.

Besluit: Bulbostylis-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- RAYNAL (1973: 146-147, fig. 1B).

Besluit: fimbristylidoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Exell & Mendonça 872, Angola (BM)
- Greenway & Trapnell 5707, Zambia (BM)
- Trapnell 1642, ibid. (K)

3) Nenum megastachyum (Cherm.) J. Rayn.

## A. Bloemgestel:

- Alleen de hoofdas is (vaak) vertakt, volgens een dicht NVP; de bracteae bezitten geen open bladschede, de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- Het internodium tussen profyl en laagste gluma is bij de zijtakken wat gestrekt.
- Elk aartje bestaat uit een groot aantal spiralig ingeplante glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Het 2sl bloemetje is opgebouwd uit 3 meeldraden zonder glumellae, en een dimeer gynoecium, dorsiventraal afgeplat; de stijl valt af, de stijlbasis is niet verdikt.

Besluit: Fimbristylis-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 307, foto 12, sub Scirpus angolensis Clarke var. megastachya Cherm.)

- Zoals bij N. bulbostylidoides, maar nog breder, en wk wat minder ver basaal.

Besluit: Bulbostylis-type, goed ontwikkeld.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- B. Descoings 12405, Centraalafr. Rep. (P)
- R. Germain 4420, Zaïre (BR, MT)
- J. Lebrun 3140, ibid. (BR)
- Sapin s.n., ibid. (BR)

4) Nenum spadiceum (Lam.) Desv. ex Hamilt.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.6.8)

- Zoals bij N. megastachyum, maar er is slechts 1 enkel pseudolateraal, in wezen terminaal aartje, soms vergezeld van een tweede, lateraal aartje in de oksel van de ene, opgerichte bractea, met aan de basis een goed ontwikkeld profyl; het aantal meeldraden wisselt van 1 tot 3.

Besluit: Fimbristylis-type.

## B. Embryo: (FIG. 8.6.8)

- Zoals bij N. megastachyum, waar het heel sterk op lijkt.

Besluit: Bulbostylis-type.

## C. Vegetatieve anatomie:

- MONOYER (1933: 86-88, pl. 20).

Besluit: wellicht fimbristylidoïde anatomie (onduidelijke figuur en beschrijving).

## D. Bestudeerd materiaal:

- P. Adames 702, Liberia (BR, WAG)
- J. Chillou 613, Guinée (P, WAG)
- J. Chillou 815, ibid. (WAG)
- Ph. Gérard 3949, Zaïre (BR, MO, GENT, P)
- Lawlor & Hall 618, Nigeria (WAG)
- J.K. Morton SL 2712, Sierra Leone (WAG)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel: (\*A)

- De donker roodbruin gekleurde, droogvliezige en lang blijvende glumae, soms zonder duidelijke middennerf, maken van de soorten uit dit kleine genus in de herbaria opvallende en tevens bijzonder sierlijke verschijningen. Blijvende glumae zijn daarenboven een ongewoon kenmerk in de Fimbristylis-groep.

### B. Embryo:

- VAN DER VEKEN (1965: 307) vermeldt enkele stadia uit de embryogenese: wk ontwikkelt zich ter plaatse, het koleoptiel groeit krom uit over 90° en komt tenslotte evenwijdig naast wk te liggen.

### C. Vegetatieve anatomie:

- De bladeren staan distich ingeplant, duidelijk tot zeer duidelijk bij soorten 1-2-3, minder opvallend, maar wellicht spirodistich bij N. spadiceum, opnieuw een uitzonderlijk kenmerk voor de Fimbristylis-groep. Zoals bij Bulbostylis is ook hier de bovenrand van de bladschede behaard, bij de doorlevende soorten volgens een bijzonder type (GOETGHEBEUR & HOOPER, in prep.).

## 4. Bespreking

Uit de voorgaande gegevens blijkt dat Nenum met Bulbostylis (en verwanten) veel gemeenschappelijke kenmerken bezit: gelijkend embryo van het Bulbostylis-type, gelijkende anatomie van het Fimbristylis-type, bijzondere papillae op de stemfels,... Over de korrektheid van de plaats in de Fimbristylis-groep hoeft m.i. niet meer gediscussieerd te worden.

Ook over de nauwe affiniteiten met Bulbostylis zijn de meeste auteurs het eens. De niet-verdikte stijlbasis zou een duidelijk verschil tussen deze twee genera bieden, als daar niet de recente beschrijving van Bulbostylis basalis Fosberg was gekomen. Deze soort lijkt in bijna alle opzichten op Bulbostylis, maar heeft alleen "basale" aartjes (waarvan de laagste glumae overgangsvormen naar gewone bladeren zijn) en een weinig verdikte, afvallende stijlbasis (FOSBERG 1977: 829-830). HOOPER (in FOSBERG 1977: 831-832) geeft een gedetailleerde bespreking van deze soort en gaat na waar de mogelijke affiniteiten zouden kunnen liggen; ze besluit dat een insluiting in Bulbostylis het meest voor de hand ligt, de eventuele oprichting van een nieuw genus wordt afgekeurd omwille van de onzekere status van deze genera door het gebrek aan feitenmateriaal van veel soorten uit die omgeving.

## 6.6. Nelmesia Van der Veken

---

### 1. Taxonomie

Type: Nelmesia melanostachya Van der Veken

Het recent beschreven genus Nelmesia is nogmaals een monotypisch taxon, gebaseerd op N. melanostachya Van der Veken. Reeds bij de beschrijving wees VAN DER VEKEN (1955: 144) er op dat deze plant eigenlijk moeilijk in een toen gekend tribus onder te brengen viel, door de merkwaardige combinatie van volgende kenmerken: 2sl bloemetjes, een adaxiaal hypogyn kafje, meerbloemig aartje met spiralig geplaatste glumae, en een nauwelijks verdikte stijlbasis. Met de nodige voorzichtigheid denkt VAN DER VEKEN (l.c.) aan een mogelijke verwantschap met Lipocarpa en Hemicarpa in de Scirpeae. NELMES (1962) daarentegen spreekt zich zonder reserve uit voor een affiniteit met de Scirpeae, en meer bepaald Lipocarpa, dat van Nelmesia slechts zou verschillen door het bezit van een supplementair abaxiaal kafje. RAYNAL (1973: 146, 169, pl. 8) ziet de Fimbristylis-groep als korrekte plaats voor dit genus, meer precies met Nelum als nauwste verwant (RAYNAL 1973: 150).

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Nelmesia melanostachya Van der Veken

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.6.9)(\*A)

- De hoofdas is onvertakt en draagt altijd één enkel terminaal aartje.
- Het aartje is opgebouwd uit een groot aantal spiralig geplaatste glumae, waarvan de onderste 5-6 leeg zijn, en de hogere elk een 2sl bloemetje dragen; tussen het bloemetje en de rachilla bevindt zich een membraneus, min of meer roodkleurig, onregelmatig tweetoppig vliesje, dat tussen de rachilla en de dorsale zijde van het vruchtje geklemd ligt.

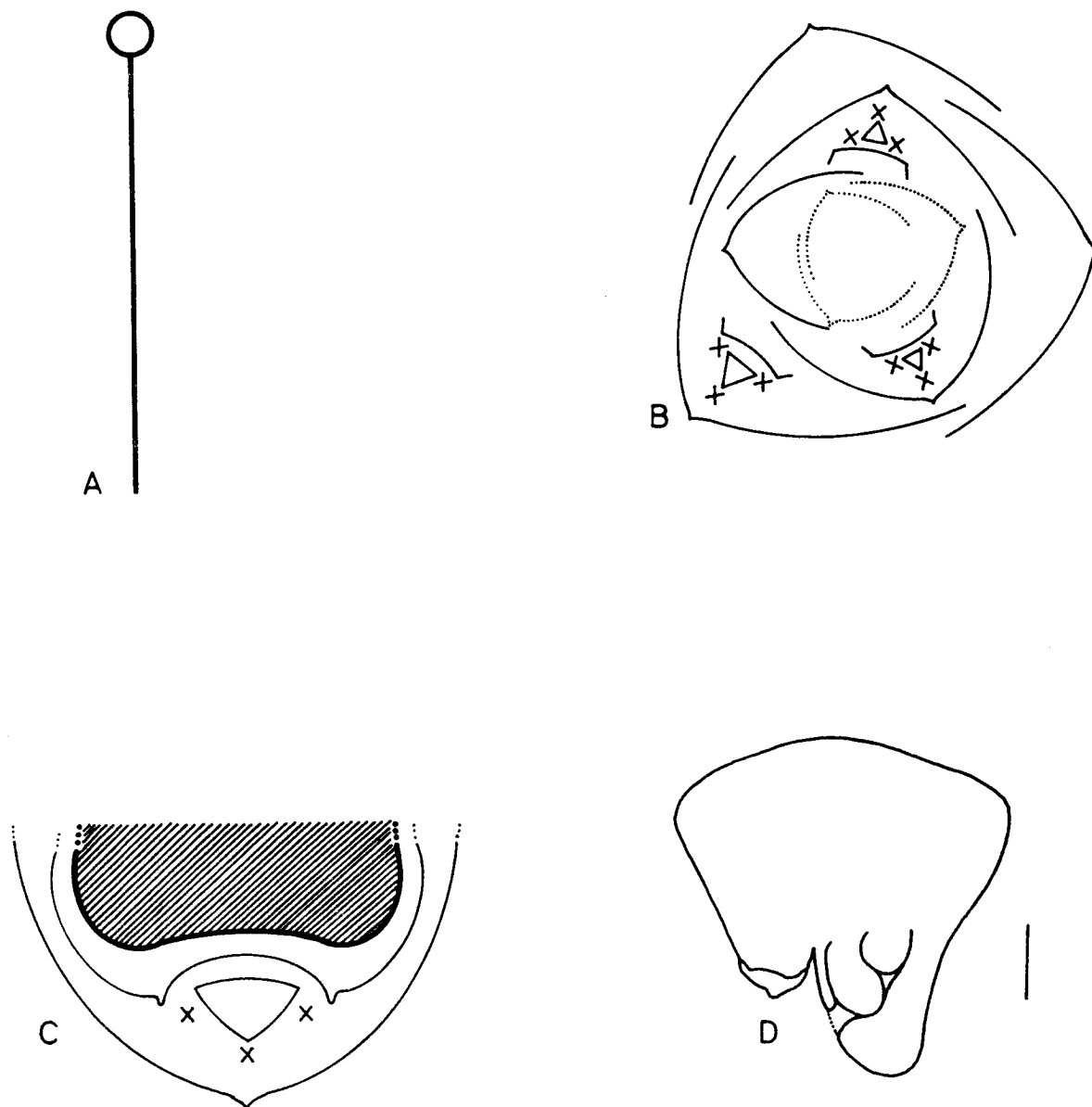


FIG. 8.6.9

*Nelmesia melanostachya* Van der Veken -A: bloemgestel, zijzicht. -B: aartje, bovenzicht. -C: detail van de positie van een bloemetje tussen rachilla en gluma, bovenzicht. -D: embryo, sagittaal. (A-C: Gérard 57, BR; D: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 41B).

- Het 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden, zonder glumellae, een een trimeer gynoecium; de stijlbasis is weinig of niet verdikt en blijft op het vruchtje vastzitten, de drie stijltakken bezitten papillae met ringvormige verdikkingen.

Besluit: Fimbristylis-type, variant.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 337, fig. 41 B-B')  
(FIG. 8.6.9)

- De bestudeerde embryo's komen uit nog niet geheel rijpe vruchtjes, en zijn wellicht nog niet volkomen ontwikkeld.
- Sagittaal:
  - de omtrek is breed obtrullaat;
  - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 eveneens, b3 (nog?) niet, basaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, basaal gericht, maar blijft boven het koleoptiel.
- Frontaal:
  - de omtrek is obovaal, met een smalle basis;
  - ks is min of meer smal ellipsvormig, ligt door de sterk asymmetrische koleoptielontwikkeling lateraal, en staat dwars op b1.

Besluit: Abildgaardia- of Bulbostylis-type (volgroeide embryo's niet waargenomen).

C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 394-395, fig. 54 D-E).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).

Besluit: fimbristylidoïde anatomie (zie Aanvullingen!).

D. Bestudeerd materiaal:

- Gérard 57, Zaïre (BR, holotypus)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Het voorkomen van een adaxiaal schubje bij elk bloemetje van deze plant stelt levensgrote problemen! Door vroegere auteurs wordt gewoon de aanwezigheid vermeld en mogelijke homologie met de overeenkomende schubjes van Lipocarpa en Hemicarpa gesuggereerd (VAN DER VEKEN 1955: 144; NELMES 1962), voor RAYNAL (1973: 170) is het een "cas obscur" en OTENG-YEBOAH (1977a: 395, fig. 4h) slaagt er zelfs in om dit schubje abaxiaal, tussen de gluma en het bloemetje te plaatsen...
- Als verklaring zie ik drie mogelijkheden:
  - 1) dit kafje is homoloog met het profyl van een 1-bloemig aartje, en het enkele terminale "aartje" van Nelmesia zou dan eigenlijk een enkelvoudige aar van sterk gereduceerde aartjes zijn, zoals bij "Hemicarpa";
  - 2) het is een anthoïdaal profyl, dus in wezen een vervormde glumella, zoals dat misschien ook wordt aangetroffen in de Bisboeckelera-groep;
  - 3) het is een vergroeiingsprodukt, homoloog met de twee laterale, gekielde glumellae van de Hypolytreae, die ook bij deze soorten niet zelden adaxiaal vergroeid kunnen zijn.
- Het probleem met deze verklaringen is dat geen van de drie erg aannemelijk lijkt, omdat geen overgangsvormen met een minder gereduceerde structuur bekend zijn bij de naaste verwanten. Voorlopig blijft het dus echt gissen...
- De glumae zijn donker roodbruin gekleurd, ongeveer zoals bij Nemum, maar ze lossen met een zuiver scheurvlak van de rachilla bij rijpheid van het vruchtje.

#### B. Embryo:

- De bestudeerde embryo's zijn wellicht niet volgroeid, en het is misschien wat gevaarlijk om verstrekkende conclusies te trekken uit dergelijk materiaal. Helaas zijn van deze plant nog geen rijpere exemplaren verzameld, en moeten we dus toch met deze riemen roeien.



- Uit de vermelde gegevens blijkt dat dit embryo semofyletisch tussen die van Nemum en Abildgaardia moet worden gesitueerd, ondanks wat VAN DER VEKEN (1965: 337) schreef: "...il ne montre aucune ressemblance particulière avec les embryons du type Bulbostylis (ou variante) rencontrés chez Scirpus sect. Nemum, Fimbristylis sect. Abildgaardia et quelques Fimbristylis critiques".
- Volgens VAN DER VEKEN (1965: 337) zou b1 met zijn basis b2 volledig omgeven, en dat lijkt me ook waarschijnlijk bij een dergelijk goed ontwikkeld b1, maar op zijn fig. 41B is dit kenmerk toch niet getekend!

#### C. Vegetatieve anatomie:

- Als enige auteur vermeldt VAN DER VEKEN (l.c.) voor Nelmesia een eucyperoïde anatomie. Vermits dit uit de eigenschappen van de verwante genera zeer onwaarschijnlijk leek, is het oorspronkelijke basismateriaal waarop die studie is verricht, terug opgezocht. Die anatomische preparaten van een Nelmesia-blad tonen echter duidelijk een fimbristylidoïde anatomie, met de bekende drie scheden rond de vaatbundels.

#### 4. Bespreking

Zowel door de algemene bouw van het bloemgestel, door het embryotype, als door de anatomie moeten we Nelmesia in de omgeving van Bulbostylis, Nemum en Abildgaardia gaan plaatsen.

Is de verwantschap duidelijk, dan blijft de preciese fylogeneze vrij duister. We kunnen wel de morfologisch nauwste verwant aanduiden, maar deze hooggespecialiseerde soort zorgt voor problemen door het bezit van een adaxiaal kafje tussen bloemetje en rachilla: zolang de ware natuur hiervan niet wordt achterhaald, blijven speculaties over de afstamming van Nelmesia en zelfs van alle genera daarrond vrij gevaarlijk...



## 7. Ficinieae Nees

---

### 1. Overzicht der genera

1. Ficinia Schrader: (60) Z-Afr. (vooral Kaap), enkele in E.Afr. en wellicht ook in Madag. en Austr.
2. Isolepis R. Br.: (60) kosmopoliet, vooral in Z-Afr. en Austr.
3. Eleogiton Link: (5) Oude Wereld.
4. Desmoschoenus Hook. f.: (1) Nieuw-Zeeland (kustduinen).

### 2. Sleutel tot de genera

- 1A. Bloemgestel dicht pluimvormig met aanliggende zijtakken en primaire bracteae die basaal met de hoofdas zijn vergroeid ..... Desmoschoenus
- B. Niet zo ..... 2
- 2A. Bloemgestel gereduceerd tot 1 enkel terminaal aartje, waarvan alle glumae fertiel zijn; stengel met merkwaardige sympodiale groei ..... Eleogiton
- B. Bloemgestel meestal anders; indien gereduceerd tot 1 enkel terminaal aartje, dan is het laagste kafje een lege bractea, en is het vruchtje aan de voet omgeven door een gynofoor ..... 3
- 3A. Bloemgestel pseudolateraal; vruchtje zonder gynofoor ...  
..... Isolepis
- B. Bloemgestel veelvormig, zelden pseudolateraal, maar dan vruchtje met gynofoor ..... Ficinia

## 3. Bespreking

Dit segregaat dat oorspronkelijk uit de scirpoïde groep was weggesplitst, blijkt eigenlijk meer affiniteiten tot de cyperoïde groep te vertonen, wat al enigszins kon worden vermoed door de komplette afwezigheid van glumellae. Later is deze visie overtuigend bevestigd door de bekende embryografische gegevens.

Precies op grond van de embryografie, nl. omwille van het bezit van een Ficinia embryotype, wordt deze tribus hier afgescheiden van de Cypereae. Aan het diskriminerend gebruik van dit embryotype is wel een gevaar verbonden, want zelfs binnen Cyperus zijn soorten met een Ficinia-type embryo, en binnen Isolepis soorten met een Cyperus-type embryo waargenomen. Graag kregen we bevestiging van de hier aangenomen omschrijving uit andere en gediversifieerde bronnen. De niet-gestreckte rachilla en de eucyperoïde anatomie zijn eveneens gemeenschappelijke kenmerken, maar ook diverse Cypereae vertonen deze toestand. Daarentegen ontbreekt de cyperoïde anthela bij de Ficinieae, maar ook niet alle Cypereae beantwoorden aan dit type.

Toch is er een makromorfologisch kenmerk dat wellicht bruikbaar zal blijken. Tot nu toe heb ik niet meer dan een steekproef kunnen uitvoeren om de geldigheid te toetsen, nl. bij de enkele bestudeerde soorten uit beide tribus, maar eigenlijk geldt dit voor de meeste waarnemingen. Het betreffende kenmerk ligt in de nervatuur, of wellicht beter, het oppervlakkige celpatroon van de glumae. De enkele nerven en de tussenliggende cellen bevinden zich op lijnen evenwijdig aan de middennerf, maar bij de rand buigen ze zich af, weg van het centrum. Dit laatste staat zeer in tegenstelling tot wat we bij de Cypereae aantreffen, waar de nerven (en celrijen) meestal naar de hoofdnerf toe ombuigen en er zelfs vaak mee versmelten voor ze de rand bereiken. Ook bij enkele genera die vaak als verwanten van de Ficinieae worden geduid, is dit kenmerk nagegaan. Bij Scirpoides, Oxycaryum, Kyllingiella is de cyperoïde toestand aangetroffen, of waren de rijen niet of zeer onduidelijk waarneembaar. Wanneer we dan ook weten dat het embryo van deze drie genera een zwak ontwikkelde vorm van het Cyperus-type voorstelt, dan is de insluiting ervan in de Cypereae goed te verdedigen.

Geregeld zijn soorten uit Isolepis en Ficinia heen en weer verschoven, en in enkele gevallen gaat de verschuiving zelfs verder tot in Scirpoides, zoals met Isolepis nodosa (Rottb.) R. Br. en I. prolifera (Rottb.) R. Br., die beide door habituele gelijkenissen in dit laatste genus zijn opgenomen geraakt. Dergelijke "gelijkenissen" zijn binnen de Cyperaceae een vaak misleidend kenmerk, vooral bij oppervlakkige waarneming, en die worden hier konkreet tegengesproken door de embryografie. Bij Scirpoides (Cypereae) wordt dit probleem nog even verder besproken.

Over de onderlinge verwantschap kunnen we kort zijn. Wellicht benadert Ficinia nog het meest de basisgroep, gezien haar ongeken- de veelvormigheid. Of de ontwikkeling van een hypogynium eenmalig is tot stand gekomen, is enigszins twijfelachtig, vooral door de aanwezigheid ervan -alhoewel minder ontwikkeld- in enkele Isolepis-soorten, en door de afwezigheid ervan bij enkele Ficiniae...

De andere genera zijn te beschouwen als meer homogene, gespecialiseerde zijtakken, met de bizarre Desmoschoenus als meest aberrante (en oudste?) zijtak. Isolepis lijkt me dicht- er bij Ficinia te staan, omwille van de aanwezigheid van gelijken- de soorten en overgangsoorten in beide genera. Eleogiton is wat mysterieus, door de bijzondere bouw van de stengel en de ei- genaardige positie van de geïsoleerde aartjes, die eigenlijk aan de Eleocharideae doet denken. Misschien is dit te wijten aan een parallelle evolutieve ontwikkeling, gestimuleerd door het gelijkende milieu?

Tabel 8.7.1 : Vroegere en recente indelingen van Ficinia

NEES 1834a	CLARKE 1898	PFEIFFER 1921a	LEVYNS 1947b 1950
<b>Ficinia</b>	<b>Ficinia</b>	<b>Ficinia</b>	<b>Ficinia</b>
	sg. Ficinia	sg. Ficinia	sg. Ficinia
Schoenidium p.p.		sect. Isolepiformes	
		subsect. Graciliflorae	
		subsect. Efoliatae	
		subsect. Capitulosae	
Sickmannia	sg. Sickmannia	sect. Bracteosae	Sickmannia
		subsect. Sickmannia	
Melancranis p.p.		subsect. Seticulmes	
	sg. 2		
		subsect. Arboriculmes	
Acrolepis	sg. Acrolepis	sect. Acrolepiformes	
Pleurachne		sg. Pseudoficinia	
Hemichlaena	sg. Hemichlaena	sg. Hemichlaena	sg. Hemichlaena

## 7.1. Ficinia Schrad., nom. cons.

---

### 1. Taxonomie

Type: F. filiformis (Lam.) Schrad.

In dit genus worden nu meestal volgende genera ingesloten: Melancranis Vahl, Hypolepis P. Beauv. ex Lestib., Hemichlaena Schrad., Acrolepis Schrad., Pleurachne Schrad., Sickmannia Nees en Schoenidium Nees. Enkele daarvan werden of worden nog als afzonderlijke taxonomische eenheden erkend, soms binnen en soms buiten Ficinia. Een probleem hierbij is wel het feit dat de eerste drie van die reeks ouder zijn dan Ficinia zelf, en dus normaliter bij verenigen prioritair zijn en deze naam moeten vervangen. Nu geldt dit niet meer voor Melancranis als nom. rejic. tegenover de nom. cons. Ficinia, en evenmin voor Hypolepis P. Beauv. ex Lestib. dat een jonger homonym is van Hypolepis Bernh., maar voor Hemichlaena zijn mij geen bezwaren tegen het gebruik bekend. Daarom is recent voorgesteld om deze naam bij de nom. rejic. versus Ficinia te voegen (GOETGHEBEUR & ARNOLD 1984). Merkwaardig genoeg heeft geen enkele van de vroegere auteurs, die beide genera verenigden, dit probleem opgemerkt (CLARKE 1898: 237; PFEIFFER 1921a: 3; LEVYNS 1947b: 65-66). Het vierde en vijfde genus zijn samen met Ficinia gepubliceerd, Sickmannia en Schoenidium zijn jonger.

Ficinia s.s. is gekenmerkt door een min of meer Isolepis-lijkende habitus en bouw, maar ervan verschillend door de goed ontwikkelde gynofoor, die aan de top een breed uitgegroeide "discus" onder het vruchtje vormt (vaak slechts bij rijpe vruchtjes als zodanig waarneembaar). Enkele overgangsoorten tussen Ficinia en Isolepis zijn gekend, o.a. Ficinia ecklonea (Steud.) Nees en Isolepis nodosa (Rottb.) R.Br., met een bloemetje zonder "hypogynous bristles, but the torus slightly produced within the stamens into a minutely 3-toothed disk, approaching that of Ficinia" (BENTHAM 1878: 331) of "disc present at the base of the ovary" (WILSON 1981a: 155) en een embryo van het Ficinia-type (VAN DER VEKEN 1965: 309, fig. 35R). Andere voorbeelden en verdere bespreking zijn te vinden bij CLARKE (1898: 235), PFEIFFER (1921a: 3, 11-12, 22), LEVYNS (1944: 29-30 & 1950: 107), RAYNAL (1974a: 200, 209), WILSON (1981a: 161-162, 168) en ARNOLD & GORDON-GRAY (1982: 16).

De reeds vermelde taxa die min of meer vaak in Ficinia worden opgenomen, komen hier nu in een korte taxonomische bespreking chronologisch aan bod (tabel 8.7.1).

1) Melancranis Vahl werd beschreven met twee soorten, twee syntypi, M. scariosa Vahl en M. radiata Vahl, deze laatste met twijfels: "Gen.?" (VAHL 1805: 239); door de oprichting van Sickmannia (q.v.) met als typesoort S. radiata (Vahl) Nees, is Melancranis dus impliciet gelectotypifieerd met M. scariosa Vahl (= Ficinia bracteata Boeck.). Verschillen met Ficinia zijn vooral habitueel, en gesitueerd in de vorm, positie en lengte van de bracteae. Dit taxon is zelden, en recent nooit meer buiten Ficinia gehouden, en door PFEIFFER (1921a: 37, 41) als subsectio Seticulmes in de sectio Bracteosae vermeld.

2) Hypolepis P. Beauv. ex Lestib. is een later homonym van verschillende eerder gepubliceerde identieke namen, waarvan het oudste Hypolepis Bernh. is. Een typesoort is door LESTIBOU-DOIS (1819: 33) niet aangeduid, wel verwijst hij naar "une plante communiquée à M. De Beauvois par M. de Jussieu", een niet zo eenvoudig te achterhalen specimen. Uit de behandeling bij KUNTH (1837: 251-265) zou blijken dat dit genus korrekt begrepen werd (BENTHAM 1881a: 361) en als een deel van de subsectio Seticulmes (zie Melancranis) moet worden beschouwd.

3) Hemichlaena Schrad. is gepubliceerd met twee syntype-soorten, H. angustifolia Schrad. (= F. angustifolia (Schrad.) C.B. Clarke, en H. capillifolia Schrad. (= F. capillifolia (Schrad.) C.B. Clarke); later zijn nog andere soorten toegevoegd. Dit taxon wordt herkend aan de distiche plaatsing van de glumae, en het bloemgestel dat uit een enkel terminaal aartje of een hoofdjesachtig samengestelde aar van enkele aartjes bestaat. Ook anatomisch lijken er verschillen te bestaan met Ficinia s.s. (PFEIFFER 1921a: 5-7, 12). Vaak wordt Hemichlaena dan als subgenus geplaatst in Ficinia s.l. (CLARKE 1898: 237; PFEIFFER 1921a: 50; LEVYNS 1947b: 65), gelukkig mét behoud van de naam!

4) Acrolepis Schrad. kreeg slechts één soort mee bij de oorspronkelijke beschrijving, A. trichodes Schrad. (= F. trichodes (Schrad.) Benth. et Hook.). Deze en enige verwante soorten zijn makkelijk te herkennen aan de lange, knopige, vertakte stengel, met korte zijtakjes, die elk een klein hoofdje van kleine aartjes dragen. Ook dit taxon wordt soms afzonderlijk gehouden, weliswaar binnen Ficinia, als subgenus (CLARKE 1898: 237), of als sectio (PFEIFFER 1921a: 46), maar daar met een gewijzigde naam, Acrolepiformes. Door NEES (1834a: 282-283) wordt dit genus, samen met Hemichlaena in de Cypereae geplaatst, omwille van de distiche plaatsing van de glumae. Ook CLARKE (1909: t. 56, fig. 3a) toont ons distiche aartjes voor F. ramossissima Kunth. Nochtans hebben én CLARKE (1898: 235, 237) én PFEIFFER (1921a: 15, 46) voor deze soorten een spiralige plaatsing van de glumae beschreven.



5) Pleurachne Schrad. is gebaseerd op twee syntypes, P. secunda Schrad. en P. sieberi Schrad., maar beide worden nu als taxonomische synoniemen van F. secunda (Vahl) Kunth beschouwd. Uit PFEIFFER (1871-1875: 755) blijkt dat P. secunda (op die plaats?) als lectotype is aangeduid. Dit groepje soorten valt makkelijk te herkennen uit andere Ficiniae door het opvallende, aarvormige bloemgestel, met (spiro)distiche plaatsing van de bracteae, en verder de (spiro)distiche plaatsing van de glumae. PFEIFFER (1921a: 47) houdt, ook op anatomische gronden, dit taxon als subgenus in Ficinia.

6) Sickmannia Nees is het enige genus uit deze reeks, dat ook recent soms nog als genus wordt erkend (LEVYNS 1947b:65 & 1950: 117-118), en dat heeft de enige soort, S. radiata (L.f.) Nees te danken aan zijn wel zeer in het oog springende bloemgestel, met fel gele en brede bracteae die stervormig rond de aartjes gespreid staan, vanwaar de Zuidafrikaanse naam "Stergras". Opmerkelijk is ook het feit dat de stijl quasi niet verdeeld is, slechts aan de top zijn drie minuscule lobben waarneembaar.

7) Schoenidium Nees is opgericht om een Ficinia-lijkende soort maar met dimeer gynoecium in onder te brengen. Reeds bij de oorspronkelijke beschrijving werd dit genus net voor Ficinia geplaatst, en later is dit taxon geruisloos daarin opgenomen.

8) Chamaexyphium Hochst. ex Steud. was gebaseerd op Ch. clandestinum Hochst. ex Steud. en Ch. dregeanum Steud. Deze laatste soort behoort tot Ficinia en staat nu bekend als F. pygmaea Böck., maar de identiteit van de eerste, beschreven a.h.v. zeer jong materiaal van een Ethiopische plant, is eigenlijk niet met zekerheid uit te maken. Misschien gaat het om een cype-roïde plant, want op Ficinia lijkt ze niet bijzonder (ARNOLD & GORDON-GRAY 1978: 420). Voorlopig wordt Chamaexyphium hier onder de nomina dubia geklasseerd.

## 2. Algemene bespreking

### A. Bloemgestel: (FIG. 8.7.1 & 8.7.2)(\*A)

- Het bloemgestel bestaat uit 1 enkelvoudig, terminaal aartje, of uit een min (Pleurachne) of meer samengetrokken, enkelvoudige of samengestelde aar van aartjes; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn vaak niet meer ontwikkeld, soms zijn de lagere nog wel aanwezig, zelden allemaal.

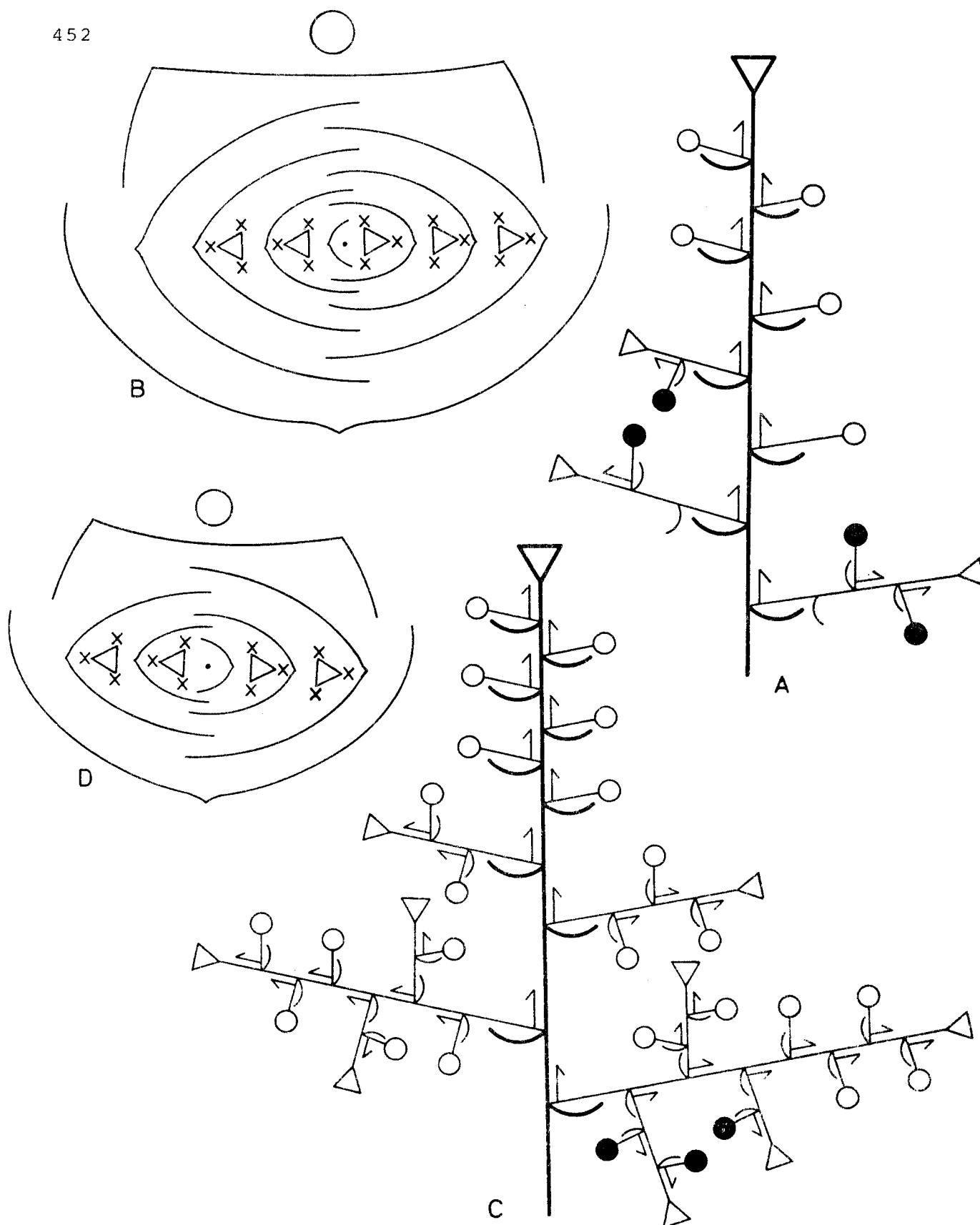


FIG. 8.7.1

*Ficinia fascicularis* Nees -A: bloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, bovenzicht. (A-B: Coppejans 1334, GENT).

*F. bulbosa* Nees -C: bloemgestel, zijzicht. -D: lateraal aartje, zijzicht. (C-D: Coppejans 890, GENT).

- De aartjes zijn opgebouwd uit een wisselend aantal spiralig (spirotristich?) of soms (spiro)distich geplaatste glumae, waarvan de meeste elk een 2sl bloemetje axilleren.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+0 meeldraden zonder glumellae, en een trimeer, zelden dimeer (Schoenidium) gynoeceum op een verbrede steel (gynofoor), die aan de top meestal opvallend verdikt, uitgroeit en vaak 3lobbig is (bij vruchtrijpheid!).

Besluit: Ficinia-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 343-345, fig. 42, O-T)  
(FIG. 8.7.1 & 8.7.2)

- De omtrek is ellipsvormig over obtrullaat tot obovaat.
- Sagittaal: - b1 is goed tot zeer goed ontwikkeld, b2 weinig tot matig, basaal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, ligt in een laterale inkeping, schuin omhoog gericht.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, subbasaal gelegen door de sterk asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, // b1.

Besluit: Ficinia-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 560, 569-570, p.p. sub Hemichlaena).
- PFEIFFER (1921a: 5-9 & 1927a: 124-125).
- CHERMEZON (1937: 165).
- METCALFE (1971: 266-270, fig. 35).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

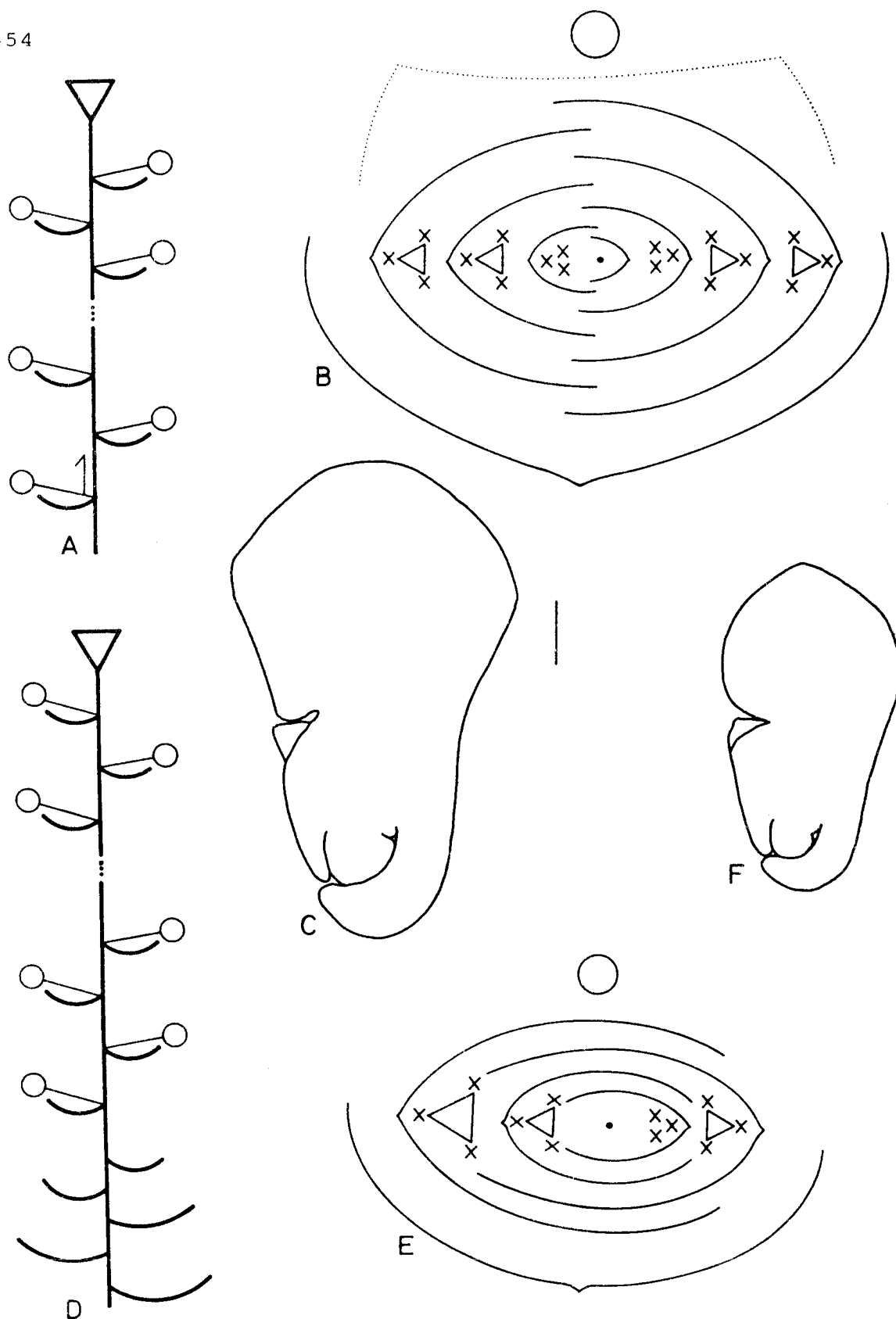


FIG. 8.7.2

*Ficinia radiata* (L.f.) Kunth -A: bloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. (A-B: Coppejans 1069, GENT; C: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 42T).

*F. bracteata* Böck. -D: bloemgestel, zijzicht. -E: lateraal aartje, bovenzicht. (D-E: Coppejans 1539, GENT).

*F. bulbosa* Nees -F: embryo, sagittaal. (F: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 42S).

## D. Bestudeerd materiaal:

- F. albicans Nees: C. Boucher 3428, Zuid-Afrika (PRE)
- F. anceps Nees:
  - E. Esterhuysen 18928, Zuid-Afrika (PRE)
  - H.C. Taylor 6288, *ibid.* (PRE)
- F. angustifolia C.B. Clarke:
  - R. Schlechter 9966, Zuid-Afrika (K)
- F. bracteata Böck.:
  - E. Coppejans 1539, Zuid-Afrika (GENT)
  - N.S. Pillans 3813, *ibid.* (U)
- F. bulbosa (L.) Nees:
  - E. Coppejans 890, Zuid-Afrika (GENT)
  - L. Hugo 712, *ibid.* (PRE)
- F. capitella (Thunb.) Nees:
  - E. Esterhuysen 26400, Zuid-Afrika (PRE)
  - J.P. Stokoe 8109, *ibid.* (PRE)
- F. deusta (Berg.) Levyns:
  - H.C. Taylor 4654, Zuid-Afrika (PRE)
- F. ecklonea (Steud.) Nees:
  - E. Coppejans 746, Zuid-Afrika (GENT)
- F. fascicularis Nees:
  - E. Coppejans 1334, Zuid-Afrika (GENT)
- F. filiformis (Lam.) Schrad.:
  - M.F. Thompson 3848, Zuid-Afrika (PRE)
- F. gracilis (Poir.) Schrad.:
  - J. Kornas 2587, Tanzanië (GENT)
  - G. Windels 71, Kenya (GENT)
- F. minutiflora C.B. Clarke:
  - E. Esterhuysen 33777, Zuid-Afrika (PRE)
- F. nigrescens (Schrad.) J. Raynal:
  - C.H. Stirton 5833, Zuid-Afrika (PRE)
  - C.H. Stirton 5885, *ibid.* (PRE)
- F. polystachya Levyns:
  - T.H. Arnold 964, Zuid-Afrika (PRE)
- F. radiata (L.f.) Kunth:
  - E. Coppejans 1069, Zuid-Afrika (GENT)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- ARNOLD & GORDON-GRAY (1978 & 1982) tonen in hun behandeling van diverse Ficinia-soorten heel duidelijk het verschil tussen een gedetailleerde en een nauwkeurige beschrijving... Vooreerst maken ze geen onderscheid tussen structureel en functioneel verschillende organen als bractea en gluma (maar wel tussen deelbloemgestel en aartje).

- Verder vermelden ze herhaaldelijk het voorkomen van 2 profyllen aan de basis van laterale aartjes of van deelbloemgestellen (terwijl het wellicht om uiteengescheurde structuren gaat); zelf heb ik ofwel normaal ontwikkelde profyllen of helemaal geen waargenomen, net als MEERT (1978: 69-72, fig. 106-111). De soorten waarbij ARNOLD & GORDON-GRAY (1978) dit merkwaardige fenomeen zouden hebben vastgesteld, zijn F. cedarbergensis Arnold & Gordon-Gray, F. latifolia Arnold & Gordon-Gray, F. ixioides Nees en F. pallens (Schrad.) Nees. Nu heeft de eerste auteur mij materiaal getoond van een bloemgestel met een dergelijk "profylkoppel". Wat ik toen kon waarnemen leek me niet erg overtuigend voor hun visie, en deed me meer denken aan de situatie die bij de Trilepideae is beschreven, nl. het voorkomen van een "complex profyl", d.w.z. een profyl dat o.i.v. sterke druk en groei in twee of meer stukken is gescheurd, i.c. twee lateraal (!!) uiteingedreven helften van een overigens goed ontwikkeld tweetoppig profyl.
- De plaatsing van de glumae moet zeker nauwkeuriger worden bestudeerd, omdat vaak geen onderscheid wordt gemaakt tussen spirodistichie en spirotristichie. Uit eigen waarnemingen blijkt dat bvb. F. anceps Nees, F. bracteata Böck., F. radiata (L.f.) Kunth laterale distiche aartjes hebben, maar terminale spirotristichie aartjes met glumae die zoals kon worden verwacht, gewoon de schroeflijn van de bracteae volgen. MEERT (1978: fig. 109) heeft hetzelfde verschijnsel kunnen vaststellen bij F. fascicularis Nees. Bij andere soorten echter, zoals F. bulbosa Nees, uit het oude genus Pleurachne, zijn alle aartjes, ook de terminale, distich gebouwd (MEERT 1978: fig. 111), wat natuurlijk verband houdt met de eveneens (spiro)distiche bouw van het bloemgestel.
- SCHÖNLAND (1922: 41) bespreekt kort de morfologische waarde van de Ficinia- "discus", en ziet als mogelijke verklaring een vergroeiingsprodukt van drie gereduceerde binnenste meeldraden. Inderdaad zijn soms drie min of meer geprononceerde lobben of zelfs korte filamentoïde structuren aan de top van de gynofoor zichtbaar, altemnerend met de vruchtribben en de buitenste meeldraden...

- Eveneens SCHÖNLAND (1922: 44-45, pl. 44, fig. E) vermeldt de aanwezigheid in een bepaald specimen van F. ixioïdes Nees van een langwerpige, stomp, roestkleurige kafje en beschouwt dit als een glumella. Wanneer we echter zijn figuur hiervan vergelijken met de figuur D op dezelfde plaat, dan valt ons de grote gelijkenis op met een oud filament. Het gaat dus waarschijnlijk om een dergelijke structuur, in een wat ongewoon bloemetje met 4 meeldraden: van ditzelfde specimen beschrijft deze auteur immers nog andere, abnormaal ontwikkelde bloemetjes.
- Tenslotte zijn er nog de belangrijke opmerkingen geformuleerd door ARNOLD & GORDON-GRAY (1982: 16), bij hun bespreking van de generische grenzen voor Ficinia. In de loop van hun revisorisch werk zijn reeds enige merkwaardigheden aan het licht gekomen, zoals de afwezigheid van een gynofoor bij F. tenuifolia Kunth en F. rigida Levyns. Niettemin worden deze soorten in Ficinia gehouden, omwille van wat zij de 'ficinioides facies' beschouwen, een combinatie van diverse kleinere kenmerken zoals cilindrische, opgerichte bladeren, de membraneuze bladschede en ligula, het dichte hoofdjesachtige bloemgestel, de bijzondere textuur van de involucrale bracteae, ... Daarnaast merkten ze ook dat Scirpus falsus C.B. Clarke en S. ficinioides Kunth, beide met een eerder ficinioides habitus, duidelijke afwijkende kenmerken vertoonden, nl. bloemetjes met 3+3 glumellae, en vruchtje zonder gynofoor. In Ficinia horen ze dus zeker niet thuis, maar ook binnen Scirpus zijn dichte verwanten niet meteen opvallend. Embryografische gegevens voor deze twee soorten ontbreken helaas.

#### B. Embryo:

- VAN DER VEKEN (1965: 344) kon op grond van de relatieve b1-lengte een onderscheid maken tussen het subgenus Ficinia aan de ene kant, en de subgenera Pseudoficinia en Hemichlaena aan de andere kant.
- Omwille van de opvallende laterale inkeping, waardoor wk schuin omhooggericht is, wordt hier de naam Ficinia-type voorgesteld voor deze bijzondere vorm van het Cyperus-type. Ook binnen Cyperus zelf, maar zeer zelden, wordt deze variant aangetroffen (VAN DER VEKEN 1965: fig. 29, L-P, V), en verder in Isolepis, Eleogiton, Desmoschoenus.

#### C. Vegetatieve anatomie: —

## 4. Bespreking

Dit naar bepaalde aspecten polymorfe genus vormt embryo-grafisch en anatomisch niettemin en vrij homogeen geheel, met slechts lichte verschillen tussen het subgenus *Ficinia* enerzijds en de subgenera *Pseudoficinia* (*Pleurachne*) en *Hemichlaena* anderzijds. Embryografie en anatomie zijn evenwel niet bijzonder geschikt als positieve, verwantschapsbevestigende kenmerken, maar werken eerder negatief, verwantschapsontkennend: de homogeniteit van *Ficinia* in dit opzicht is dus geen bevestiging van de taxonomische homogeniteit, slechts kan worden gesteld dat noch anatomie, noch embryografie de opvatting van een *Ficinia* s.l. tegenspreken.

Indien men nu de habituele en bloeimorfologische kenmerken als zwaarwegend beschouwt, d.w.z. diskriminerend op generisch niveau, dan kan men terecht *Hemichlaena*, *Acrolepis*, *Pleurachne* en *Sickmannia* als genera naast *Ficinia* s.s. gaan erkennen. Opnieuw zijn gelijkenissen en verschillen tussen al deze taxa evident, en wordt het uiteindelijk besluit over het toe te kennen taxonomisch niveau bepaald door een individuele appreciatie van de waarde van de kenmerken afzonderlijk en gesommeerd.

Principieel maakt het (nog) niet zoveel uit of een taxon als genus dan wel als subgenus wordt beschouwd, maar praktisch gezien heeft dit belangrijke gevolgen, omdat met taxa tussen genus en soort slechts zelden rekening wordt gehouden; er is bijgevolg een belangrijk verlies aan informatie bij de overgang van het hogere niveau (genus) naar het lagere (subgenus). Dit probleem wordt natuurlijk veroorzaakt door het huidige binaire nomenklatuursysteem, en de gewone manier van indexeren die er het logische gevolg van is.

Persoonlijk ben ik geneigd om aan de bovenvermelde taxa de rang van genus toe te kennen, omdat zoals altijd het voordeel van de twijfel geldt, maar een grondige monografische studie van de hele groep is nog niet uitgevoerd, vele duistere punten moeten nog worden opgehelderd, en een gefundeerd oordeel is nu nog niet uit te spreken. Voorlopig zijn deze taxa met hun differentiërende kenmerken omschreven en t.o.v. *Ficinia* s.s. gesitueerd, zonder een definitieve uitspraak over de toe te kennen rang. Ook ARNOLD & GORDON-GRAY (1982: 16) merken op dat vooreerst de grenzen van *Ficinia* s.l. met *Isolepis* zeer vaag zijn door het voorkomen van diverse werkelijke overgangsoorten, en ten tweede dat binnen dit vaag begrensde *Ficinia* s.l. (nl. gebaseerd op dat éne kenmerk, aanwezigheid van een gynofoor) enkele goed omschreven eenheden kunnen worden onderscheiden, die wellicht op genusniveau kunnen worden gebracht.



Met een gelijkaardig probleem worden we gekonfronteerd op het hogere niveau van tribus. Ongetwijfeld behoort Ficinia s.l. tot de Cypereae s.l., maar in hoeverre is het nu nog verantwoord om aan dit tribus dergelijke brede amplitudo toe te kennen? Men kan daarin inderdaad vrij makkelijk een groepje van enkele genera onderscheiden, die duidelijk nauw met elkaar zijn verwant, enerzijds door het bezit van gemeenschappelijke kenmerken en anderzijds door het voorkomen tussen die genera van diverse "overgangssoorten". Een afzonderlijke taxonomische eenheid is voor deze groep al even gesuggereerd door RAYNAL (1973: pl. 8); de tribusnaam Ficinieae Nees is hiervoor beschikbaar. Als deze rang door bepaalde auteurs te hoog zou worden geacht kan men het houden bij het subtribus Ficiniinae Fenzl (met het praktisch nadeel van de geringe gebruiksfrekwentie van deze categorie...).

Nog een kleine opmerking volgt over de verbreiding van dit genus, dat klassiek als een Zuidafrikaans taxon wordt beschouwd. Dit is grotendeels korrekt, mits toevoeging van de woorden "bijna exclusief". De grote meerderheid der soorten groeit inderdaad in Zuid-Afrika, en meer bepaald in de Kaapprovincie; enkele soorten worden ook in andere provincies aangetroffen (o.a. F. cinnamomea C.B. Clarke, F. paradoxa Nees, F. secunda Kunth, F. bulbosa Nees,...), twee soorten zelfs tot in Kenya (F. stolonifera Bock., F. gracilis Schrad.), en misschien een tot in Ethiopië (ARNOLD & GORDON-GRAY 1982: 15), maar ook tot de flora van Madagascar moet Ficinia worden gerekend, nl. F. ciliata Bock. zou daar voorkomen (CHERMEZON 1937: 164-165). Heel vaak wordt dan over het hoofd gezien dat voor West-Australië F. bracteata Bock. is gemeld (KÜKENTHAL 1938c: 183-184), evenals F. tenuifolia Kunth (BENTHAM 1878: 359, sub Schoenus setifolius Benth.). Tenslotte kan ook de mogelijkheid onder ogen worden gezien, dat (o.a.!) Isolepis nodosa (Rottb.) R.Br. eerder als een Ficinia moet worden beschouwd (gelijkend embryo, gynofoor met duidelijk ontwikkelde, 3-lobbige discus). In dat geval wordt het Ficinia-areaal uitgebreid tot het hele zuidelijke circumpolaire gebied (SKOTTSBERG 1955). Ook uit Nieuw-Zeeland zijn twee Ficinia-soorten beschreven door STEUDEL (1855: 125), maar over hun affiniteit bestaan ernstige twijfels (PFEIFFER 1921a: 53; EDGAR 1970: 169).

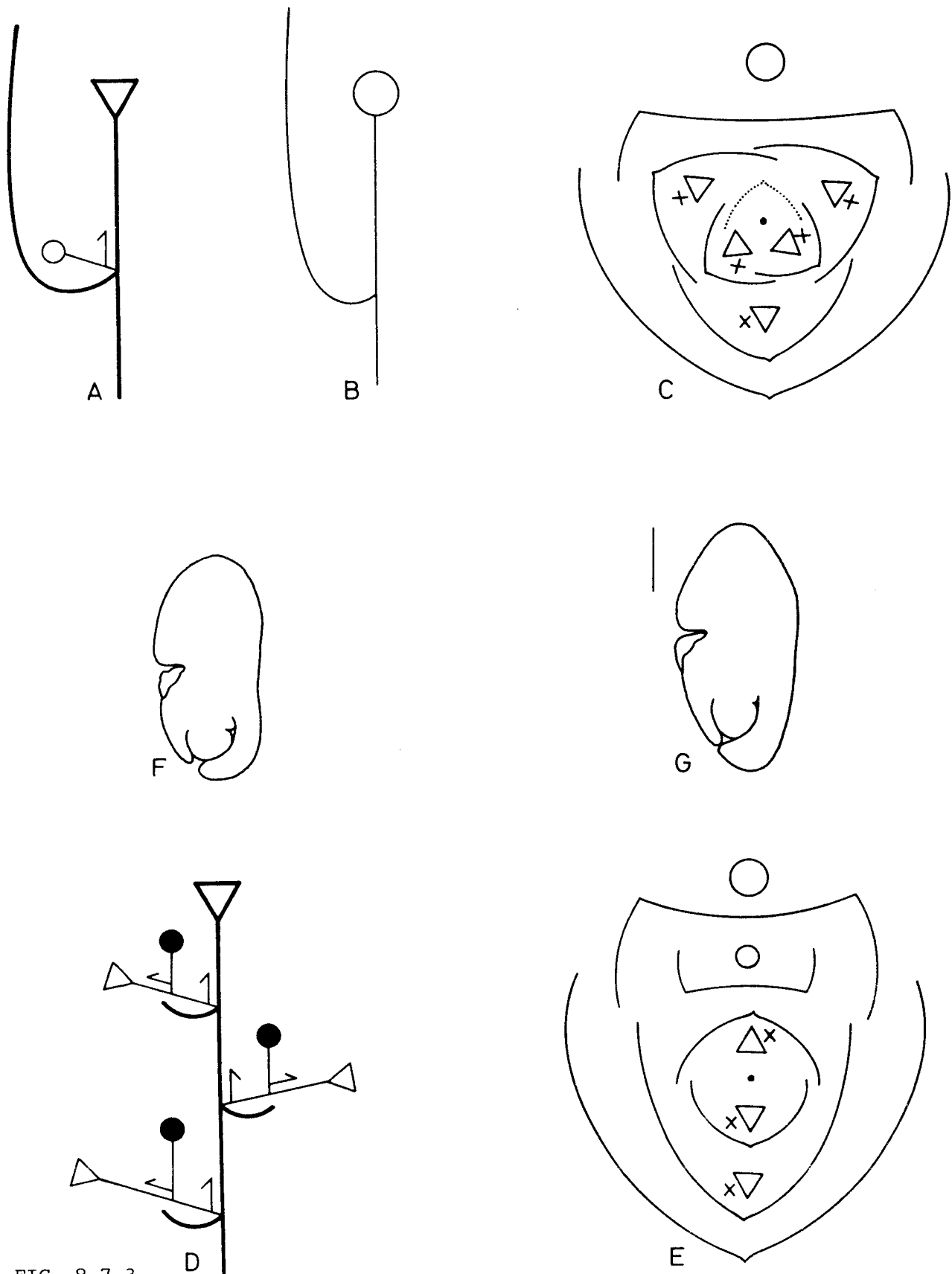


FIG. 8.7.3

*Isolepis sepulcralis* Steud. -A,B: bloemgestel, zijzicht. -C: lateraal aartje, bovenzicht. (A-C: Napper 1863, WAG).

*I. costata* A. Rich. -D: bloemgestel, zijzicht. -E: laterale aar met 1 goed ontwikkeld aartje. -F: embryo, sagittaal. (D-E: Troupin 14302, GENT; F: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 35H).

*I. koiolepis* (Steud.) Gleason -G: embryo, sagittaal. (G: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 35J).

## 7.2. Isolepis R.Br.

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: I. setacea (L.) R.Br. (KOYAMA 1958: 286).

Dit genus is opgericht door BROWN (1810: 221) om een aantal soorten uit Scirpus s.l. in onder te brengen, waarbij de glumellae in de bloemetjes volledig ontbreken: "Habitu Scirpi, a quo differt defectu setarum hypogynarum". De "Scirpi" die hier worden bedoeld zijn eigenlijk soorten uit Schoenoplectus sectio Schoenoplectus, dus vaak net als Isolepis met een pseudolateraal bloemgestel, maar met hypogyne glumellae; soorten uit Schoenoplectus sectio Supini (met vaak zwak ontwikkelde glumellae) worden door BROWN (1810: 221-223) eveneens in zijn Isolepis opgenomen. Vanzelfsprekend is dat met een dergelijke omschrijving Isolepis snel een zeer heterogene verzameling soorten in zich kon verenigen (zie BEETLE 1945: 723!).

Om de nodige klaarheid hierin te brengen, moeten we ons onvermijdelijk even op de typesoort, in dit geval lectotype I. setacea (L.) R.Br. gaan concentreren. Deze soort heeft een pseudolateraal bloemgestel, opgebouwd uit een klein aantal dicht opgedrongen aartjes met spiralig geplaatste glumae, die elk een 2sl bloemetje axilleren, waarbij glumellae of discus konstant afwezig zijn; het embryo is van het Ficinia-type; de anatomie is eucyperoid. Door uitsluiting van alle soorten die niet aan deze definitie beantwoorden, verkrijgt men een duidelijk meer homogene groep. Vaak worden ook binnen deze groep enkele genera onderscheiden, zoals Isolepis s.s., Desmoschoenus en Eleogiton, en iets meer afwijkend Ficinia, alle duidelijk vrij nauw verwant aan elkaar; opmerkelijk bij al deze taxa is hun duidelijk zuidelijk areaal. Een schitterende bespreking van deze problematiek vindt men bij RAYNAL (1977c: 49-50).

### 2. Algemene gegevens

#### A. Bloemgestel: (FIG. 8.7.3)(\*A)

- Het bloemgestel wordt gevormd door 1-enkele aartjes, en staat pseudolateraal op de bloeistengel, door de aanwezigheid van een uitgegroeide, min of meer opwaarts gerichte bractea zonder gesloten bladschede.

## 7.2. Isolepis

- Eén aartje staat in werkelijkheid terminaal, de andere lateraal in de oksel van een bractea, telkens met een profyl aan de voet van de rachilla; soms is het PVP aanwezig tot zelfs dominant.
- Een aartje is opgebouwd uit een wisselend aantal spiraalig geplaatste glumae, die elk een 2sl bloemetje axilleren.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 1-3 meeldraden, zonder glumellae, en een di- of trimeer gynoecium.

Besluit: Isolepis-type.

B. Embryo: (DIDRICHSEN 1897: 4-5, fig. 4; VAN DER VEKEN 1965: 308-310, fig. 35, D-F & H-J) (FIG. 8.7.3)

- De omtrek is ellipsvormig tot obovaat, met soms iets ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is goed tot zeer goed ontwikkeld, b2 weinig tot matig, basaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, ligt lateraal onder een insnoering, en is schuin opwaarts gericht.
- Frontaal: - ks is spleetvormig tot smal ellipsvormig, subbasaal door de min of meer sterk asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, en ligt // b1.

Besluit: Ficinia-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PALLA (1889: 300).
- RIKLI (1895: 572).
- PFEIFFER (1927a: 123-124, sub Scirpus).
- MONOYER (1933: 78-80, pl. 16, fig. 6, sub Scirpus).
- CHERMEZON (1937: 144, sub Scirpus).
- METCALFE (1971: 456-471, fig. 61-62, sub Scirpus).
- BERTON (1977: 3-4, fig. 7).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- I. antarctica (L.) Roem. & Schult.:  
     R. Bayliss 6862, Zuid-Afrika (BR)  
     R.A. Dyer 206, *ibid.* (K)  
     S. Garside 1102, *ibid.* (K)
- I. beccarii (Böck.) Goetgh., **comb. nov. provis.:**  
     W. Meijer 3827, Sumatra (L)
- I. cernua (Vahl) Roem. & Schult.:  
     R. Bosmans 82-4, Algerije (GENT)  
     P. Goetghebeur 4546, Zuid-Afrika (GENT)  
     H. Stieperaere 2149, Ierland (GENT)
- I. costata A. Rich.:  
     A. Caljon 2058, Burundi (GENT)  
     P. Goetghebeur 4478, Zuid-Afrika (GENT)  
     G. Troupin 14302, Rwanda (GENT)
- I. hystrix (Thunb.) Nees:  
     P. Goldblatt 5233, Zuid-Afrika (BR)  
     Rehmann 1797, *ibid.* (BR)
- I. incomtula Nees: Rehmann 912, Zuid-Afrika (BR)
- I. inundata (Poir.) R.Br.:  
     J.L. Boorman s.n., 1900, Australië (WAG)  
     A. Jimenez 2945, Costa Rica (U)
- I. marginata (Thunb.) A. Dietr.:  
     C. Evrard 8891, Zuid-Afrika (GENT)
- I. nodosa (Rottb.) R.Br.:  
     Constable NSW 22221, Australië (L)  
     A. Wall s.n., 1919, Nieuw-Zeeland (K)
- I. prolifera (Rottb.) R.Br.:  
     E. Coppejans 436, Zuid-Afrika (GENT)  
     A.O.D. Mogg 6026, *ibid.* (GENT)
- I. sepulcralis Steud.:  
     Napper & Faden 1863, Kenya (WAG)  
     R.N. Parker 4306, Zuid-Afrika (K)
- I. setacea (L.) R.Br.:  
     C. Simon s.n., 1954, Frankrijk (GENT)  
     P. Lütken s.n., 1978, Denemarken (GENT)  
     G. Windels 98, Kenya (GENT)
- I. sororia (Vahl) Kunth: Dinter 7934, Namibië (BM)
- I. sulcata (Thouars) Carmich.:  
     R.A. Dyer 3574, Tristan da Cunha (K)
- I. verruculosa Nees: R.N. Parker 4365, Zuid-Afrika (K)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- De kenmerkende habitus en het pseudolateraal bloemgestel heeft bij verschillende auteurs verwarring teweeggebracht met Schoenoplectus sectio Supini, en niet zelden zijn soorten uit beide taxa verenigd als Isolepis s.l. of Scirpus sectio Isolepis s.l. (BROWN 1810: 221-223; BENTHAM 1878: 323; BLAKE 1937; EDGAR 1970: 172; BERTON 1977: 3-4).
- De oppervlaktestructuur van de vruchtwand lijkt in belangrijke mate variabel, SCHUYLER (1971a: 35-36, fig. 79-83) geeft echter niet veel commentaar bij zijn bevindingen, en zoals vaak het geval is, is dit kenmerk niet systematisch bij een voldoende groot aantal soorten uit de betreffende groep bestudeerd.
- Een bekende probleemsoort is hier I. nodosa (Rottb.) R.Br., met een Isolepis-type bloemgestel, een Ficinia-type embryo, en een kleine gynofoor aan de basis van het vruchtje. De moeilijkheden worden hier in feite veroorzaakt door de niet-sluitende definitie van "gynofoor"; vooral het onderscheid met het bij Cyperaceae niet ongewone vruchtsteeltje is helemaal niet duidelijk.
- Ook onder Eleogiton worden de verschillen met Isolepis besproken. Het meest opvallende onderscheid, het pseudolaterale bloemgestel met lange, opgerichte bractea van Isolepis ging goed op tot voor kort, maar recent zijn dus een aantal semofyletische overgangsvormen bekend geraakt, zoals I. meruensis Haines & Lye, met een terminaal bloemgestel van 1(-2) aartjes en een bractea, korter dan het aartje (LYE & HAINES 1977: 311, fig. 1), hoewel deze steriele bractea hier steeds als zodanig herkenbaar blijft.

## B. Embryo:

- Uit de bevindingen van VAN DER VEKEN (1965: 308-310, fig. 35 D-J) en WILSON (1981a: 162) blijkt dat enkele taxa, die vaak tot Isolepis worden gerekend, op grond van hun embryotype daar eigenlijk niet in thuishoren, zoals I. humillima (Benth.) K.L. Wilson, I. hystrix (Thunb.) Nees, I. inundata R.Br., I. prolifera (Rottb.) R.Br. Deze soorten bezitten nl. een embryo van het Cyperus-type, en dan nog de zwak gedifferentieerde variant. Habitueel, en door hun bloemgestel zijn ze echter niet van Isolepis te onderscheiden; daarom worden ze ook hier voorlopig in Isolepis gelaten, totdat een revisie deze problemen kan oplossen.

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 469-470) wijst erop dat bij I. cernua (Vahl) Roem. & Schult en I. inundata (Poir.) R.Br. een vaatbundelschede met 3 lagen aanwezig is, gestructureerd zoals bij de planten met chlorocyperoïde anatomie. Opnieuw enige kritische opmerkingen hierbij: voor eerst is de vaatbundelschede "obscurely 3-layered" bij I. inundata, en ten tweede wordt door die auteur nergens aandacht geschonken aan de aan- of afwezigheid van chloroplasten, waardoor het onderscheid tussen een floeem- of xyleemparenchymcel en een parenchymcel van de eventuele groene binnenste schede zeer vaag wordt...
- Een belangrijke opmerking van METCALFE (1971: 469) is echter wel dat de structuur van het centrale grondparenchym in Scirpus-soorten wellicht van groter taxonomisch belang is, omdat de vastgestelde verschillen in hoge mate gekorreleerd zijn met verschillen in embryo- en anatomietype. Dit feit wordt duidelijk geïllustreerd door BERTON (1977) met zijn schematische voorstellingen van stengeldoorsneden uit Scirpus s.l., en in dit verband is het interessant om vast te stellen dat de bestudeerde Eleogiton- en Isolepis-soort in dit opzicht duidelijk van elkaar verschillen.

## 4. Bespreking

De identiteit en individualiteit van Isolepis worden steeds beter en door meer auteurs begrepen, zeker sinds de embryografie zeer duidelijke argumenten ten voordele heeft aangebracht (VAN DER VEKEN 1965: 308-310, fig. 35, D-J). Het voorkomen van overgangssorten met Ficinia bevestigt ten andere de plaats die tegenwoordig aan Isolepis wordt toegekend, verwijderd uit Scirpus, en ondergebracht in de Ficinieae.

Iets moeilijker ligt het probleem van de nauwkeurige afgrenzing t.o.v. deze verwanten, zoals Ficinia en Eleogiton, want tot nu toe zijn eigenlijk geen echt sluitende "bewijzen" geleverd, voor een deel ontbreken de gegevens ons nog, voor een ander deel lijken de gebruikte kenmerken elkaar gedeeltelijk te overlappen, hoewel de "kernsoorten", zoals heel vaak, wel duidelijk uit elkaar te houden zijn.

Voor details wordt verwezen naar de behandeling van de andere vermelde genera...

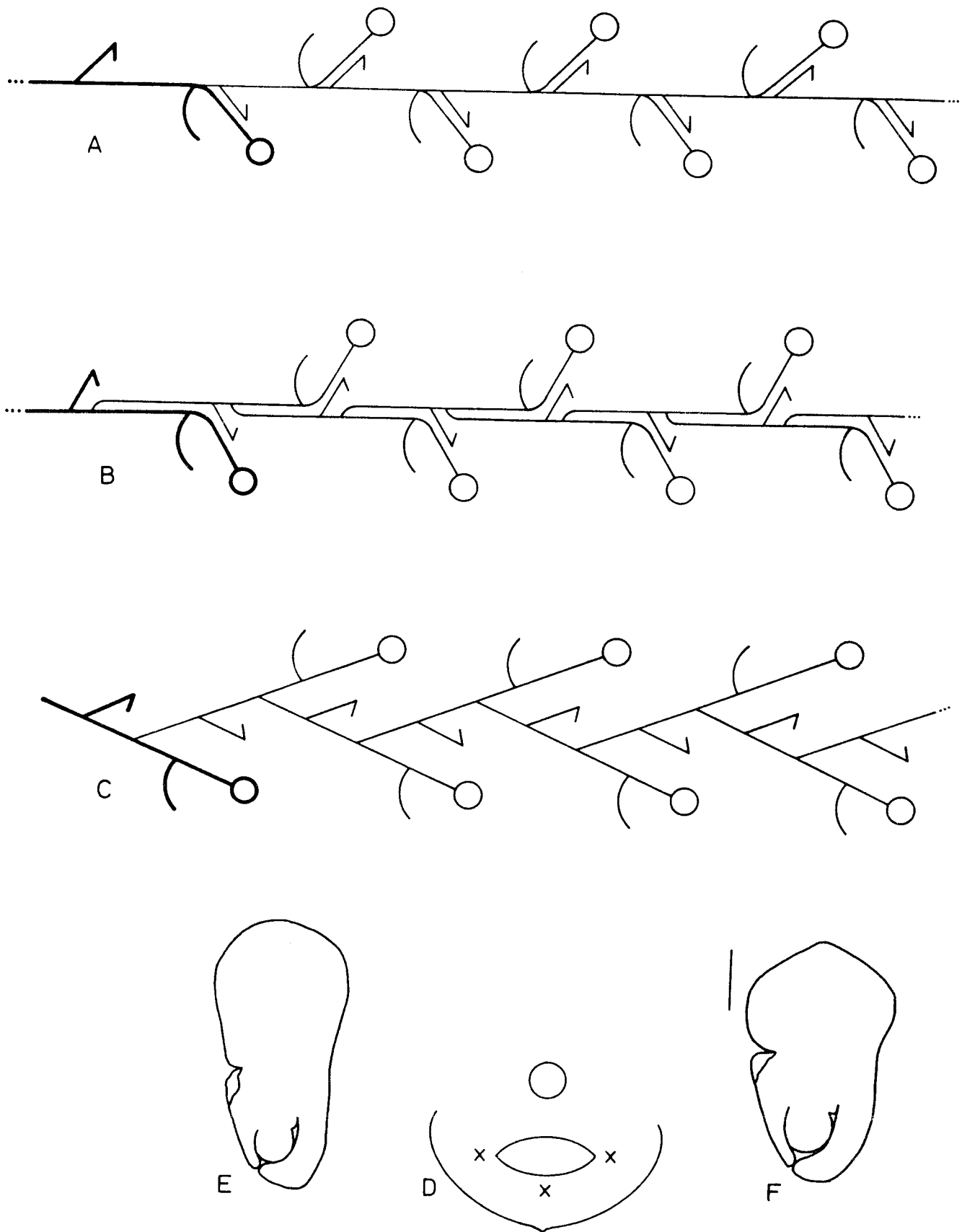


FIG. 8.7.4

*Eleogiton fluitans* (L.) Link —A: habitus van een rijkbloeiende stengel. —B: rekonstruktie van het "bloemgestel". —C: profylvertakkingspatroon. —D: bloemetje, bovenzicht. —E: embryo, sagittaal. (A-D: de Wilde 8429, WAG; E: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 35A).

*E. ludwigii* (Böck.) Goetgh., comb. nov. provis. —F: embryo, sagittaal. (F: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 35C).



### 7.3. Eleogiton Link

---

#### 1. Taxonomie

Type: E. fluitans (L.) Link

Dit genus is opgericht met als oorspronkelijk enige soort E. fluitans (L.) Link, maar wordt ook nu nog meestal in Scirpus ondergebracht als S. fluitans L., typesoort van een sectio Eleogiton of subgenus Fluitantes, die wel zijn uitgebreid met enige aanvullende soorten.

De verwantschap met Isolepis valt niet te ontkennen, en vaak worden beide genera met elkaar verenigd. Zolang slechts de enige, Europese soort bekend was, kon men evenwel makkelijk habituele verschillen invoeren, zoals lange, vertakte, bebladerde stengels met een terminaal aartje zonder bractea, maar ook anatomisch kan men beide genera uiteen houden (MONOYER 1933: 78-80, 81-86, pl. 16/6, 18, 19/1-2; BEETLE 1944: 264; EDGAR 1970: 172; HAINES & LYE 1971: 479; LYE 1971a: 145). Meer recent echter zijn enige oude en nieuwe tropische soorten (beter) bekend geraakt (LYE & HAINES 1974 & 1977), en die hebben de vermelde verschillen doen vervagen, zodat opnieuw voorgesteld wordt om beide taxa te verenigen (LYE & HAINES 1974: 525), aangezien "there seems reason to regard Eleogiton as no more than an aquatic specialisation of Isolepis (WILSON 1981a: 162), zoals ook wordt beschreven en geïllustreerd door BLAKE (1943c: 155) & LEVYNS (1944: 25-28, fig. 1 & 1973: fig. 1-2).

#### 2. Gegevens per soort

##### 1) Eleogiton fluitans (L.) Link

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.7.5)(\*A)

- Het bloemgestel bestaat uit een enkel gesteeld aartje, zonder opvallende bractea aan de basis, d.w.z. alle kafjes zijn morfologisch gelijk aan elkaar.

- Een aartje is opgebouwd uit een wisselend aantal spiraalig geplaatste glumae, elk (ook de laagste!) een 2sl bloemetje axillierend.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+0 meeldraden zonder glumellae, en een di- of trimeer gynoecium.

Besluit: Ficinia-type, verarmd.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 308, fig. 35A) (FIG. 8.7.4)

- De omtrek is langwerpig obovaat.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 weinig, basaal gericht;  
                   - wk is goed ontwikkeld, ligt onder een laterale insnoering en is schuin omhoog gericht.
- Frontaal: - ks is smal spleetvormig, subbasaal waarneembaar door de sterk asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, en ligt // b1.

Besluit: Ficinia-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PALLA (1889: 300, Taf. 11, fig. 8, sub Isolepis).
- MONOYER (1933: 82-85, pl. 18, sub Scirpus).
- CHERMEZON (1937: 142, sub Scirpus).
- METCALFE (1971: 456-471, fig. 61-62, sub Scirpus).
- GOVINDARAJALU (1976: 18, 20, pl. 3-4, sub Scirpus).
- BERTON (1977: 4, fig. 8).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal: (\*A)

- E. fluitans (L.) Link:
  - A. Caljon 2079, Rwanda (GENT)
  - H. Callens 3299, Zaïre (GENT)
  - W. de Wilde c.s. 8429, Ethiopië (WAG)
  - P. Goetghebeur 4465, Zuid-Afrika (GENT)
  - J. Kornas 5246, Tanzanië (GENT)
- E. ludwigii (Böck.) Goetgh., **comb. nov. provis.:**
  - H.G. Flanagan 2204, Zuid-Afrika (MO)
  - T. Norlindh & H. Weimarck 4982, Zimbabwe (BR)
  - R.N. Parker 3522, Zuid-Afrika (MO)
  - A. Rehmann 170, *ibid.* (BR)
  - Zeyher 1778, *ibid.* (BR)
- E. rubicundus (Nees) Goetgh., **comb. nov. provis.:**
  - H.C. Taylor 9297, Zuid-Afrika (BR)
  - Zeyher 4390b, *ibid.* (BR)
- E. variegata Goetgh., **sp. nov. provis.:**
  - P. Bamps c.s. 446, Zimbabwe (BR, MO, WAG)
  - J.E. Burrows 700, *ibid.* (BR)
  - A.W. Exell c.s. 111, *ibid.* (LISC)
  - A.W. Exell c.s. 296, *ibid.* (BR, LISC)
  - E.A. Robinson 1889, *ibid.* (LISC)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.7.4)

- De aartjes van E. fluitans staan alle afzonderlijk, gesteeld, langs een sympodiale as (cf. MONOYER 1933: 82-83), waarvan de structuur is aangetoond door BUGNON (1972); dit merkwaardige patroon blijkt veroorzaakt te zijn door een late, postgenitale strekking van bepaalde stengeldelen. Wellicht kan Isolepis graminoides (Haines & Lye) Lye tot een nauw verwant taxon worden herleid; uit de beschrijving (LYE & HAINES 1970) komt alleszins een merkwaardige overeenkomst naar voor, en het "bloemgestel" lijkt slechts een niet gestrekte vorm van wat hier wordt beschreven. Verder moet hier gewezen worden op een klein probleem i.v.m. homologierelaties: zijn het bloemgestel van Isolepis en het ene aartje van Eleogiton homologen, of het Isolepis-bloemgestel en de gestrekte sympodiale stengel van Eleogiton? Indien we voor de eerste mogelijkheid opteren, dan moeten we de Isolepis-bracteae in het bloemgestel homologiseren met

Eleogiton-glumae die functioneel en morfologisch een wijziging hebben ondergaan. Een aanwijzing hiervoor vinden we in de anatomische structuur van de Eleogiton- "stengel" met haar endodermis, wat er op wijst dat deze "stengel" als een rizoom moet worden beschouwd, te homologiseren met de basisdelen van Isolepis-soorten. Als nu bij deze basisdelen eenzelfde sympodiale opbouw als bij het Eleogiton-rizoom zou worden vastgesteld (wat ik zelf niet heb gekund, bij gebrek aan materiaal voor een dergelijke destruktieve studie), dan lijkt me de pas beschreven homologierelatie goed mogelijk.

- HAINES & LYE (1971: 479) beschreven voor Eleogiton een bloemgestel "usually consisting of a single spike". Gaat het hier om een onnauwkeurigheid, of om een insinuatie naar een later verkondigde hypotese (HAINES & LYE 1971: fig. 2), dat het "aartje" van Eleogiton c.s. in feite homoloog zou zijn met een cyperoidde aar?
- KERN (1955: 161-162 & 1974: 502-503) heeft in zijn Scirpus sectio Eleogiton enkele soorten opgenomen waarbij het bloemgestel uit meer dan 1 aartje is opgebouwd, wat dus een verbreding van de algemene opvatting over Eleogiton betekent. Wellicht is dit niet helemaal korrekt, vermits een duidelijk onderscheid tussen Eleogiton en Isolepis bestaat uit het voorkomen van 1 of meer bracteae in het bloemgestel van Isolepis, en anderzijds de fertiliteit van alle glumae in het ene aartje van Eleogiton.
- Volgens VAN DER VEKEN (1965: 308) zouden alle soorten uit Eleogiton een dimeer ovarium en dus afgeplat embryo bezitten. KERN (1974: 502-503) heeft echter duidelijk gewezen op de variabiliteit van dit kenmerk, geografisch gezien. CLARKE (1898: 211) anderzijds neemt in zijn Scirpus subgenus Fluitantes ook S. tenerrimus Bock. op, een soort met een trimeer ovarium.

#### B. Embryo:

- VAN DER VEKEN (1965: 308, fig. 35, B-C) heeft nog enkele andere soorten uit Eleogiton embryografisch bestudeerd; alle vertoonden eenzelfde Ficinia-type embryo.

## C. Vegetatieve anatomie:

- BERTON (1977: 4, fig. 8) beschrijft een dwarse doorsnede doorheen een "stengel" (rizoom?) van E. fluitans en vermeldt de aanwezigheid van een endodermis met kenmerkend verdikte cellen rond de zich centraal genaderde vaatbundels. GOVINDARAJALU (1976: 20, pl. 3, fig. 1) heeft een vrijwel identiek beeld getekend, maar dit voor het rizoom, terwijl in de "stengel" (aartjessteel?) de endodermis vervangen is door een sklerenchymband. Tenslotte vinden we bij METCALFE (1971: 463, fig. 62B) opnieuw een dwarse doorsnede doorheen een "stengel" (bloeisteel?), met vrije, niet centraal verzamelde vaatbundels, zonder gemeenschappelijke sklerenchymband. Dit voorbeeld illustreert m.i. zeer goed de problemen en gevaren die verbonden zijn aan de interpretatie van anatomische gegevens. Bij Eleocharis c.s. is de structuur van dit bijzondere rizoom reeds uiteengezet.

## 4. Bespreking

Uit de doorgevoerde analyse blijkt dat Eleogiton door het belangrijke embryografisch kenmerk (Ficinia-type) met Isolepis overeenkomt. In se betekent dit evenwel geen argument ter vereniging, het duidt slechts op een waarschijnlijke dichte verwantschap. Bijgevolg zijn zeker bijkomende argumenten ter staving vereist.

Het bloemgestel blijkt hier steeds gereduceerd tot een enkel terminaal aartje, zonder bractea en met in principe alle glumae fertiel, duidelijk in tegenstelling tot de situatie bij Isolepis, waar zelfs bij bloemgestellen gereduceerd tot één aartje, dit laatste aan de basis een lege bractea draagt, die door vorm en afmetingen verschilt van de glumae.

Over de anatomie kan ik hier niet bijzonder veel aanhalen, gezien de geringe hoeveelheid basisgegevens, die dan nog meestal tot enkele soorten zijn beperkt gebleven.

Aangezien ik geen enkele moeite heb om Isolepis en Eleogiton habitueel uiteen te houden, lijkt het me voorlopig de beste oplossing om beide genera afzonderlijk te houden, waarbij Eleogiton als een hooggespecialiseerde tak van de Ficinieae wordt beschouwd (RAYNAL 1973: pl. 8), aangepast aan bijzondere levensomstandigheden (BLAKE 1943c: 155; LEVYNS 1944: 25-28, fig. 1 & 1973: 14-16, fig. 1-2; WILSON 1981a: 162). Het is niettemin duidelijk dat een revisie van beide genera zich opdringt, waarbij de aandacht vooral naar de structureel morfologische verschillen moet gaan.



## 7.4. Desmoschoenus Hook. f.

---

### 1. Taxonomie

Type: D. spiralis (A. Richard) J.D. Hooker

Dit monotypisch genus is een van de vele Nieuwzeelandse endemen, en is een vrij opvallende verschijning (cf. CLARKE 1909: tab. 53, fig. 1). Het is dan ook niet zo verwonderlijk dat deze soort driemaal is beschreven, eerst als Isolepis spiralis A. Rich. (= D. spiralis (A. Rich.) Hook. f.), dan als Anthophyllum urvillei Steud., en tenslotte als Scirpus frondosus Banks et Soland. ex Boeck., dus tweemaal als typesoort van een monotypisch genus.

Deze soort is ongeveer even vaak in Scirpus als in Desmoschoenus behandeld, maar vegetatieve, bloeimorfologische en embryografische verschillen lijken te pleiten voor de meer geïndividualiseerde positie buiten Scirpus.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Desmoschoenus spiralis (A. Rich.) Hook. f.

A. Bloemgestel: (CLARKE 1909: t. 53; EDGAR 1970: 170-171)

- Herbariummateriaal had ik in onvoldoende mate ter beschikking, en een nauwkeurige analyse is bijgevolg niet doorgevoerd.
- Het bloemgestel wordt gevormd door een dichte pluim van een 10-tal samengestelde aren, elk met een bractea die gedeeltelijk met de algemene hoofdas is vergroeid.
- De kleine aartjes zijn opgebouwd uit een aantal spiraalig geplaatste glumae; de laagste glumae zijn leeg, de hogere axilleren elk een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+0 meeldraden, zonder glumellae, en een trimeer gynoecium.

Besluit: Ficinia-type, maar sterk gespecialiseerd.

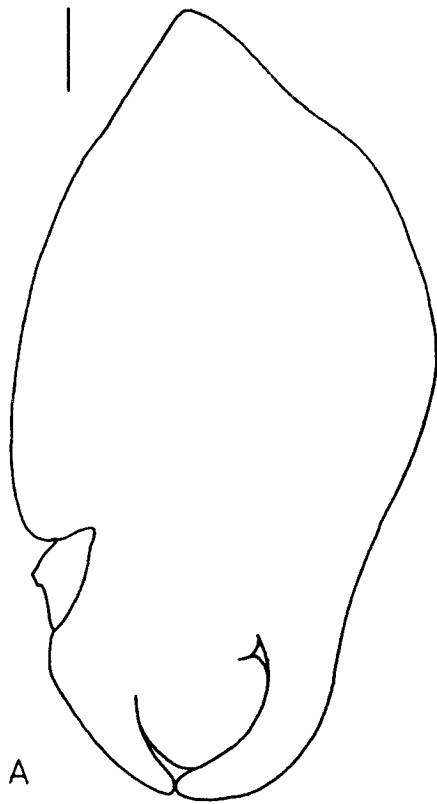


FIG. 8.7.5.

Desmoschoenus spiralis (A. Rich.) Hook. f. -A: embryo, sagittaal. (A: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 35S).



B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 311, fig. 35, 5)  
(FIG. 8.7.5)

- De omtrek is wat onregelmatig obovaat, met licht toegespitst kotyl.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 goed, basaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, ligt in een laterale inkeping en is wat schuin omhoog gericht.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, bijna basaal gelegen door de slechts weinig asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, // b1.

Besluit: Ficinia-type, sterk gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- J. Haast s.n., s.d., Nieuw-Zeeland (BR)
- Travers 62, Nieuw-Zeeland (K)

### 3. Aanvullende gegevens

A. Bloemgestel:

- Alleen al op grond van het bijzonder merkwaardige bloemgestel zou men ertoe kunnen besluiten om dit taxon uit Scirpus te lichten en het als genus te behandelen: adnatie van de bracteae met de hoofdas is me van geen andere Cyperaceae bekend.

B. Embryo:

- In vergelijking met de embryo's van Isolepis-soorten, valt dit embryo op door zijn veel grotere afmeting (lengte x2-x3), door de onregelmatige vorm, en wk die ver onder het midden ligt.

C. Vegetatieve anatomie: —

#### 4. Bespreking

Wanneer nog eens de argumenten kort worden samengebracht (uniek type bloemgestel, embryo een opvallende variant van het Ficinia-type, bijzonder goed ontwikkeld rizoom, lange geelgroene stijve bladeren, en endemisch in Nieuw-Zeeland), dan blijkt toch wel dat een afzonderlijke behandeling als genus voor dit taxon zeker gerechtvaardigd is.

Door het embryo van het Ficinia-type, de spiralige stand van de glumae, de bloemetjes zonder glumellae kan een verwantschap met de Ficinieae zeer waarschijnlijk worden geacht, alhoewel het bloemgestel (waarvan de structuur mij echter niet helemaal duidelijk is) niet zo eenvoudig semofyletisch in verband is te brengen met de types die bij de andere Ficinieae worden aangetroffen.

## 8. Cyperaceae

---

### 1. Overzicht der genera

1. Oxycaryum Nees: (1) C-Am., trop. Z-Am., trop. Afr.
2. Kyllingiella Haines & Lye: (5) trop. Afr. (soedano-zamb.), India.
3. Scirpoides Séguier: (5) Z-Afr., Austr., 1 Euraz.
4. Androtrichum (Brongn.) Brongn.: (1) kustduinen van S. Braz., Urug., N.Arg.
5. Cyperus L.: (300) pantropisch, doordringend tot in de (warm)gem. gebieden.
- 5b. Anosporum Nees: (3) E.Afr., trop. Az.
- 5c. Sorostachys Steud.: (2) trop. Afr., trop. Az., NE. Austr.
- 5d. Galilea Parl.: (8) Mediterr., trop. Afr., India, SE. Az.
- 5e. Juncellus (Griseb.) C.B. Clarke: (10) pantropisch, warmgem.
6. Courtoisina Sojak: (2) E. & S.Afr., Madag., India, SE. Az.
7. Mariscus Vahl: (200) pantrop., vnl. Afr.
8. Torulinium Desv. ex Hamilt.: (10) trop., warmgem.
9. Remireia Aubl.: (1) pantrop. stranden.
10. Sphaerocyperus Lye: (1) SE. trop. Afr. (soedano-zamb.).
11. Ascopholis C.E.C. Fischer: (1) beschreven uit India (areaal onbekend).
12. Alinula J. Raynal: (5) E. & S.Afr., Madag.
13. Ascolepis Nees ex Steudel: (15) pantrop. tot warmgem., vooral Afr.
14. Monandrus Vorster: (5) semi-ariëde gebieden van de Oude Wereld.
15. Pycneus P. Beauv.: (100) pantrop. tot warmgem., vooral Afr.
16. Queenslandiella Domin.: (1) E.Afr., Madag., India, Sri Lanka, Malesia, NE. Austr.
17. Kyllinga Rottb.: (60) pantropisch, vooral Afr.
18. Volkiella Merxm. & Czech: (1) Namibië.
19. Lipocarpa R.Br.: (22) pantrop. tot warmgem., vooral Afr.
- 19b. Hemicarpa Nees: (4) gem. tot trop. Am., trop. W. & S.Afr.
- 19c. Rikliella J. Raynal: (4) trop. Afr., India, SE.Az., Malesia, Austr.

## 2. Sleutel tot de genera

- 1A. Aartjes sterk gereduceerd, eenbloemig, alleen hun bractea of! eerste gluma nog groot en goed ontwikkeld, tweede gluma altijd afwezig, zelden rachilla-rest aanwezig; bloemgestel meestal een hoofdje met 1-enkele zittende, dichte aren, zelden een anthela; aren simuleren aartjes met talrijke glumae en bloemetjes; meestal fijne eenjarigen, indien doorlevend, dan eerste gluma altijd aanwezig en ofwel groter dan de bractea ofwel kleiner en dan als een hyalien vliesje het vruchtje abaxiaal omhullend .... 2
- B. Aartjes niet zo sterk gereduceerd, steeds 2 of meer glumae aanwezig; aartjes soms wel eenbloemig ..... 6
- 2A. Aartjesbractea groter dan de kleine, hyaliene, eerste gluma, die soms zelf verdwenen is, waardoor de bractea als enige kafje het vruchtje beschermt ..... 3
- B. Aartjesbractea beduidend kleiner dan de grote en goed ontwikkelde eerste gluma ..... 4
- 3A. Bloemgestel vrij sterk vertakt, maar zeer dicht hoofdjesachtig samengetrokken; aren met distiche bracteae ..... Volkiella
- B. Bloemgestel een enkelvoudig hoofdje met 1-enkele aren; aren met spiralig geplaatste bracteae ..... Lipocarpa
- 4A. Aartjesprofyl afwezig; gluma vaak met uitgegroeide top en fel gekleurd (wit, geel, oranje, rood) .... Ascolepis
- B. Aartjesprofyl aanwezig; gluma zonder verlengde top, lichtbruin of donker paars, zelden geel ..... 5
- 5A. Fijne eenjarigen met gele of donkerpaarse, hoofdjesvormige aren ..... Alinula
- B. Doorlevende planten met bolvormig verdikte stengelbasis; bloemgestel een hoofdje van enkele lichtbruine, langwerpige aren ..... Ascopholis
- 6A. Aartjes met talrijke, spiralig geplaatste glumae ..... 7
- B. Aartjes met distich geplaatste glumae, soms tot 2 gereduceerd ..... 11

- 7A. Kleine, eenjarige planten ..... 8
- B. Grote of kleine doorlevende planten ..... 9
- 8A. Glumae met lange, dunne, (sterk) gekromde top; planten met fenegriek geur ..... Monandrus (hamulosus)
- B. Glumae met korte, rechte mucro; planten zonder fenegriek geur ..... Cyperus (michelianus)
- 9A. Kleine planten met knolvormig verdikte stengelbasis, omgeven door lichtbruine, vezelige bladschederesten; bloemgestel een min of meer gelobd hoofdje ..... Kyllingiella
- B. Niet zo ..... 10
- 10A. Stolonenvormende moerasplant; bloemgestel een terminale anthela met lange, bladachtige involucrale bracteae; vruchtje aan de basis kurkachtig verdikt ..... Oxycaryum
- B. Planten met een seriaat rizoom; bloemgestel een pseudolateraal hoofdje of anthela met stengelachtige (soms korte) bractea in het verlengde van de stengel; vruchtje niet kurkachtig verdikt ..... Scirpoides
- 11A. Filamenten na de bloei sterk uitgroeïend; planten met een seriaat rizoom; bloemgestel een pseudolaterale anthela met een (korte) bractea in het verlengde van de stengel ..... Androtrichum
- B. Filamenten niet of weinig verlengd na de bloei ..... 12
- 12A. Gynoecium met 2 stijltakken, vruchtje lateraal afgeplat of dik lensvormig tot vrijwel rolrond, nooit dorsiventraal afgeplat ..... 13
- B. Gynoecium met (2-)3 stijltakken; indien met 2 stijltakken, dan vruchtje dorsiventraal afgeplat ..... 15
- 13A. Bloemgestel met 1-enkele (zeer) dichte aren van armbloemige aartjes; aartjes vallen als geheel af ..... Kyllinga
- B. Bloemgestel een open anthela; indien min of meer samgetrokken, dan aartjes met talrijke glumae en bloemetjes, niet als geheel afvallend ..... 14

- 14A. Aartjesrachilla breekt af boven het profyl; bloemgestel vrij open; planten met fenegriek geur .. Queenslandiella
- B. Aartjesrachilla breekt niet af boven het profyl, de glumae vallen af; planten zonder fenegriekgeur .... Pycreus
- 15A. Aartjesrachilla blijft op het bloemgestel, de glumae vallen af bij rijpheid ..... Cyperus
- B. Aartjesrachilla breekt bij rijpheid af boven het profyl ..... 16
- 16A. Eenjarige planten, vaak (altijd?) met een sterke geur (van fenegriek) ..... 17
- B. Doorlevende planten ..... 18
- 17A. Aartjes tot duidelijk ellipsvormige of langwerpige aren gegroepeerd; middennerf van de glumae niet gevleugeld; bloemgestel licht tot roodachtig bruin ..... Monandrus
- B. Aartjes tot bolvormige aren gegroepeerd; middennerf van de glumae sterk gevleugeld; bloemgestel opvallend geelgroen ..... Courtoisina
- 18A. Aartje met 2-4 goed ontwikkelde glumae, 1-bloemig; rachilla-internodium boven het ene bloemetje sterk kurkachtig verdikt; bloemgestel een hoofdje; stolonenvormende pionier op stranden, pantropisch ..... Remirea
- B. Niet zo ..... 19
- 19A. Aartje met 5-8 sterk in grootte verschillende glumae, 1-bloemig; bloemgestel een bolvormig hoofdje met talrijke aartjes; rizomateuse plant in grazige vegetaties onder lichtrijk woud, Oost-Afrika ..... Sphaerocyperus
- B. Niet zo ..... 20
- 20A. Aartjesrachilla breekt als geheel af boven het profyl; aartje 1-veelbloemig ..... Mariscus
- B. Aartjesrachilla valt in 1-bloemige deeltjes uiteen; aartje altijd veelbloemig ..... Torulinium

## 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

Bij een overzicht van deze tribus wordt al snel vastgesteld dat ze makromorfologisch en ook anatomisch (METCALFE 1969: 786-787) niet zeer homogeen is, en daardoor niet eenvoudig af te bakenen van de andere Cyperoideae. Als groepsbindende faktor kan ik niettemin het Cyperus-embryotype vermelden, met een goed ontwikkelde vorm in alle soorten van Cyperus s.l. (sensu KÜKENTHAL) op enkele uitzonderingen na, en een zwakker gedifferentieerde vorm bij de meer primitieve Cypereae (Oxycaryum, Kyllingiella, Scirpoides, Androtrichum) en bij de hoog gespecialiseerde genera (Alinula, Ascolepis, Volkiella, Lipocarpha), met ook weer een notoire uitzondering, nl. Ascopholis. Als uitwendig morfologisch en meer handelbaar kenmerk is er de anthela van aren als bloemgestel, maar door verdichting en/of verarming kunnen sterk afgeleide vormen ontstaan die slechts met moeite en enige voorkennis uit deze anthela zijn af te leiden. De bloemetjes zijn in principe steeds tweeslachtig, vertonen geen glumellae, het gynoeceum bezit geen gedifferentieerde, verdikte stijlbasis en geen hypogynium (tenzij een wat afwijkende vorm bij Alinula lipocarphoides). Nog enige andere kenmerken worden bij de Cypereae aangetroffen, maar zijn niet absoluut differentiërend enerzijds omdat niet alle Cypereae deze kenmerken vertonen, en anderzijds omdat ook genera buiten de Cypereae, alhoewel zelden, deze kenmerken bezitten. Een anatomisch fenomeen, de aanwezigheid van een abaxiale sklerenchymstreng links en rechts van de middennerf in het blad, is kenmerkend voor een groot deel van Cyperus s.l., maar is ook waargenomen bij Eriophorum en Fuirena. Een bloeimorfologisch kenmerk, de gestrekte aartjesrachilla met lange internodia is typisch voor de meeste Cyperus (s.l.)-soorten, maar diverse Cypereae bezitten gereduceerde, vaak eenbloemige aartjes met een gedrongen rachilla, en ook bij Dulichium en enkele Abildgaardieae is een gestrekte aartjesrachilla aanwezig.

Uit de sleutel tot de tribus blijkt dat de Ficinieae als dichtste groep zijn te beschouwen; ze verschillen trouwens slechts door een combinatie van kenmerken, en uitzonderingen zijn legio. Min of meer arbitrair is de grens hier embryografisch en bloeimorfologisch getrokken, mede dank zij een zeer nauwe omschrijving van de resp. embryo- en bloemgesteltypes. Interessant is alleszins de explosieve ontwikkeling van de Cypereae en van Ficinia, het grootste genus uit de Ficinieae, op het Afrikaanse kontinent, wat hun nauwe verwantschap kan bevestigen. Enkele genera, Scirpoides en Kyllingiella in het bijzonder, worden vaak als overgangstaxa tussen beide tribus beschouwd, maar hun embryotype en glumanervatuur maken dat ze beter in de Cypereae worden opgenomen.

De gelijkenissen met de Abildgaardieae zijn wellicht toe te schrijven aan een parallelle ontwikkeling, want zowel de distichie van de glumae als de Kranz-anatomie zijn bij nader toezien niet gelijk aan die van de Cypereae. Opnieuw komt de embryografie ons hier ter hulp: beide tribus vertonen embryo's die in belangrijke mate van elkaar verschillen.

De relatie tot de rhynchosporoïde groep is wat moeilijker te omschrijven. Vermoedelijk kunnen we geen direkt verband leggen, maar moeten we een verwantschap via een gemeenschappelijke voorouderlijke groep veronderstellen. Een belangrijk argument hiervoor is het heterobathmisch karakter van de rhynchosporoïde groep: eerder primitief inzake embryotype, vaak spiralige plaatsing van de glumae, vaak aanwezigheid van glumellae, paniculate bloemgesteltypes, ... maar anderzijds meer gedifferentieerd dan de Cypereae, door de reductie van het aantal bloemetjes per aartje, de sexuele specialisatie van de bloemetjes, de vaak gedifferentieerde stijlbasis, ... Dit maakt het bijzonder aannemelijk om voor beide groepen één (verre) basisgroep te veronderstellen, waaruit de resp. taxa zich elk via hun eigen evolutief pad hebben ontwikkeld. Opnieuw is de geografische spreiding merkwaardig in overeenstemming met deze hypothese, Cypereae-genera zijn overwegend Afrikaans, rhynchosporoïde genera vertonen een opmerkelijke concentratie in Australië.

Over de generische grenzen en de onderlinge verwantschap van deze genera is al aardig wat afgeschreven en gediscussieerd (CLARKE 1884, 1893 & 1894a; PALLA 1900a, 1900b & 1905b; KÜKEN-THAL 1935; CHERMEZON 1937; O'NEILL 1942; KOYAMA 1976, 1977 & 1979; HAINES & LYE 1971; RAYNAL 1973; HAINES & LYE 1983), maar de onzekerheid blijft bestaan. Dit geldt in het bijzonder voor de centrale groep, m.a.w. voor Cyperus sensu latissimo, want de meer primitieve en de hoogst geëvolueerde taxa zijn vrij eenvoudig af te grenzen en te herkennen.

De problemen worden m.i. veroorzaakt door het onafhankelijk optreden en de niet-gekorreleerde aktie van (tenminste) vijf evolutieve processen:

- \* verwerven van de chlorocyperoïde anatomie
- \* laterale dimerisatie van het gynoeceum
- \* ontstaan van een artikulatie aan de voet van de aartjes-rachilla
- \* structurele reductie van het aartje
- \* verdichting van het bloemgestel

Voor geen enkele van deze processen kan met zekerheid worden aangetoond dat de evolutieve specialisatie eenmalig heeft plaatsgegrepen. Doordat ze ook niet gekorreleerd voorkomen, is het daarentegen zeker dat enkele ontwikkelingen meermaals zijn doorgegaan. Wanneer we nu een en ander over de affiniteiten binnen de Cypereae willen aantonen, moeten we vooraf een positie innemen over het al of niet monofyletisch karakter van deze ontwikkelingen en de groepen die zich erdoor laten afbakenen. Het is onze taak om de meest waarschijnlijk gevolgde weg aan te wijzen d.m.v. een werkhypothese, die later moet worden getoetst o.a. aan zijn voorspellende waarde.



Mijn stelling start met het aannemen van een eenmalig ontstaan van de chlorocyperoïde anatomie: alle soorten met dit anatomietype vormen samen een monofyletische (s.s.) groep, een clandon. Het belangrijkste argument hiervoor ligt besloten in het complexe karakter van het verschijnsel zelf: het gaat nl. om een anatomisch-fysiologisch syndroom waarbij belangrijke wijzigingen in het cellenpatroon en de fotosynthesecyclus optreden. De kans dat precies dezelfde ontwikkeling zich 2- of meermaals zou hebben voorgedaan, is uiterst klein, wat ten andere wordt aangetoond door de bestaande anatomische verschillen tussen het fimbristylidoïde en het chlorocyperoïde type.

Indien we deze -zeer waarschijnlijk korrekte- hypothese aannemen, dan volgt meteen hieruit dat de basale artikulatie van het aartje minstens twee keer onafhankelijk is ontstaan, eenmaal bij Courtoisina (eucyperoïde anatomie), een tweede maal bij Mariscus en enige af te leiden genera, en wellicht zelfs een derde maal bij Kyllinga en Queenslandiella, alle chlorocyperoïde genera; ook bij Cyperus deciduus Bock. vallen de aartjes als een geheel af! Omdat we hier ook weer aannemen dat de laterale dimerisatie van het gynoeceium in de Cypereae als een eenmalige ontwikkeling is te beschouwen, betekent de aanwezigheid van het genus Pycneus -zonder artikulatiepunt- in deze dimere groep dat deze mogelijke derde maal als vrijwel zeker moet worden gezien.

Ook het vierde proces heeft zich zeker herhaaldelijk en onafhankelijk gemanifesteerd, ook buiten de Cypereae. Struktureel gereduceerde aartjes vinden we nl. in Courtoisina, Mariscus, Alinula, Ascolepis, Ascopholis, Sphaerocyperus, Kyllinga, Volkiella en Lipocarpa. Merkwaardigerwijze loopt deze lijst vrijwel parallel met die van de genera met afvallende aartjes, uitgezonderd bij Monandrus met zijn afvallende maar toch goed ontwikkelde en veelbloemige aartjes, en hetzelfde geldt ook nog bij enkele onderdelen van "Mariscus". Dit wijst m.i. op een meer dan toevallig verband: planten met armbloemige aartjes kunnen dit gebrek aan diasporen op een of andere wijze compenseren, bvb. door deze diasporen meer overlevingskansen of betere verspreidingsmogelijkheden te bieden, door ze te omhullen met samen ermee afvallende glumae, door vleugelvormige uitgroeien van de glumae, door kurkachtig uitgroeien van de rachilla,.... Dit biedt evenwel geen afdoende verklaring voor alle gevallen, wellicht zijn er nog andere redens die nu aan onze aandacht ontsnappen.

De verdichting van het bloemgestel tenslotte is het vijfde proces, en dit is eveneens bij talrijke Cyperaceae aan te treffen, in ongeveer alle tribus. Ook binnen de Cypereae bevatten veel genera enkele tot vele soorten met een hoofdjesachtig bloemgestel, uit de anthela af te leiden door extreme verkorting van de resp. eerste internodia, een zeer eenvoudige ontwikkeling die wellicht talrijke malen onafhankelijk is opgetreden.

De discussie is en wordt gevoerd vooral over het relatieve belang van twee niet-congruente processen, nl. de laterale dimerisatie van het gynoecium, en de basale artikulatie van de aartjesrachilla. Welk van beide heeft hier een eenmalige ontwikkeling gekend, m.a.w. aan welk kenmerk kunnen we een cladon herkennen? Zoals kan worden verwacht, zijn de meningen verdeeld. Enerzijds zijn er de auteurs die de artikulatie (eenmalig) voor de dimerisatie (tweemalig) plaatsen, zoals CHERMEZON (1919a: 61-62) die later de genera met afvallende rachilla zelfs als een afzonderlijk tribus "Kyllingieae" verenigt (CHERMEZON 1937: 2-3), KÜKENTHAL (1935: 41), KOYAMA (1961: 119-120, 1977: 123 & 1979: 221), HAINES & LYE (1971: 480), hoewel deze laatste auteurs later hun opvatting gedeeltelijk hebben gewijzigd (HAINES & LYE 1983: 145-293). Andere auteurs menen dat de laterale dimerisatie een eenmalige ontwikkeling voorstelt en dat binnen de twee resulterende groepen de basale artikulatie een keer of enkele keren is opgetreden, met daaraan gekoppeld de structurele reductie van de aartjes. Tot deze auteurs, waarbij ik mezelf aansluit, behoren CLARKE (1897: 149-150, 1901: 266 & 1908a: 93-104), HOOPER (1973: 866-867), RAYNAL (1973: 164-165, pl. 8) en KERN (1974: 595-596). Deze verklaring lijkt me de meest waarschijnlijke, vooreerst omdat de artikulatie van het aartje reeds met zekerheid op drie verschillende ontwikkelingslijnen is aangetoond (Courtoisina, Cyperus deciduus, Mariscus c.s.); blijkbaar komt deze tendens binnen de Cypereae op diverse plaatsen tot uiting. Verder stelt de laterale dimerisatie een wat complexere bouwplanwijziging voor, en worden de twee betrokken genera Pycreus en Kyllinga door de tussenvorm Queenslandiella met elkaar verbonden, wat voor het monofyletisch karakter van de groep pleit.

Enkele auteurs hebben gepoogd om de tribus Cypereae in meer homogene eenheden te verdelen door gespecialiseerde zijtakken af te splitsen, maar uiteindelijk blijft toch telkens een parafyletische restgroep over. Hier moet zeker CHERMEZON (1937: 2-3) worden vermeld, die een groep (? tribus) "Kyllingieae" erkende, gebaseerd op het gemeenschappelijk bezit van een met de glumae afvallende rachilla. Aangezien we hier menen dat deze eigenschap meermaals is ontstaan, kunnen we een dergelijke omschrijving voor een tribus Kyllingieae niet aannemen. Indien de afsplitsing van deze tribus zich zou opdringen, moeten de genera met een lateraal afgeplat dimeer gynoecium daarin worden opgenomen, met name Kyllinga, Queenslandiella, Pycreus. In hetzelfde werk zijn verder Lipocarpa en Ascolepis eveneens op tribusniveau afgescheiden, maar uit de Scirpeae s.l.; hun affiniteit met de Cypereae was toen nog niet algemeen erkend. Formeel legitiem is door KOYAMA (1982: 224) een tribus Lipocarpheae opgericht, met Lipocarpa s.l., Ascolepis en Alinula ingesloten, en als gemeenschappelijk kenmerk o.a. de sterke reductie van het aartje. Aangezien we ook voor dit kenmerk een meermalige ontwikkeling aannemen, i.c. een onafhankelijk optreden in Ascolepis en Lipocarpa, kunnen we deze omschrijving van Lipocarpa niet aanvaarden. Indien een tribus Lipocarpheae nodig dient erkend, lijkt het me aangewezen om de inhoud te beperken tot Lipo-

carpha s.l. en Volkiella, omdat deze genera inderdaad reeds sterk van de cyperoïde lijn afwijken, zonder aanwijsbare overgangsvormen. Ascolepis daarentegen is eenvoudig tot de basisvorm terug te voeren via de armbloemige Mariscus- en Alinula-soorten.

Op een begeleidende figuur (deel 7B, cladogram Cypereae) hebben we gepoogd om de hier verdedigde inzichten i.v.m. de onderlinge affiniteiten van de Cypereae-genera weer te geven. Dit schema is nog in hoge mate onzeker, en wordt zeer sterk beïnvloed door de vooropgestelde keuze inzake monofyletisch optreden van de vermelde evolutieve processen en de gestelde volgorde.

Tot de meer oorspronkelijke Cypereae met eucyperoïde anatomie, korte rachilla en (meestal) spiralige plaatsing van de glumae, rekenen we vier genera, 1) Oxycaryum, 2) Kyllingiella, 3) Scirpoides en 4) Androtrichum, elk met een of meerdere differentiërende kenmerken, resp. 1) dorsiventraal dimeer gynoeceum, 2) hoofdjesvormig samengetrokken terminaal bloemgestel met verdwijning van de profyllen en lichtbruine vezelige bladschederesten rond een knolvormig verdikte basis, 3) en 4) worden samen gekarakteriseerd door hun juncoïde habitus en zich na de bloei verlengende helmdraden, meest uitgesproken bij Androtrichum, dat bovendien nog distiche glumae vertoont. Voor Scirpoides zelf kan ik geen apomorfieën vermelden, de homogeniteit van dit taxon en zijn affiniteiten tot de Cypereae en Ficinieae moeten trouwens verder worden bestudeerd (tabel 8.8.1).

De centrale groep van de Cypereae biedt de grootste interpretatiemoeilijkheden. Vooreerst is er het genus Cyperus, dat vrijwel zeker een parafyletische groep voorstelt, vermits én Courtoisina én de hele chlorocyperoïde groep (minus de chlorocyperoïde Cyperi) worden afgesplitst, zonder dat voor Cyperus een apomorfie kan worden aangeduid. Zoals reeds herhaaldelijk vermeld, acht ik voor dergelijke grote genera een parafyletisch karakter aanvaardbaar. Het probleem ligt m.i. meer in de al of niet vereniging van de chlorocyperoïde Cyperi (incl. Juncellus, Galilea) met de eucyperoïde (incl. Anosporum, Sorostachys) tot een Cyperus s.l. Een oplossing hiervoor kan slechts worden geboden na een uitvoerige studie van de gehele groep, om de affiniteiten van de diverse sectiones meer nauwkeurig te kunnen bepalen, en dan vooral van de enkele chlorocyperoïde sectiones uit het subgenus Pycnostachys C.B. Clarke. Bijgevolg wordt voorlopig Cyperus in een wat brede en parafyletische omschrijving aanvaard als een herkenbare en hanteerbare eenheid. Alleen Courtoisina wordt hier op genusniveau uit dit complex afgescheiden, omwille van het niet te verwaarlozen aantal apomorfieën die van dit taxon een zeer opvallende verschijning maken, zoals eenjarigheid, als geheel afvallende aartjes, sterk gereduceerde een- tot armbloemige aartjes, gevleugelde glumae, een opvallende (coumarine ?-) geur.

Een zo mogelijk nog groter probleem stelt zich bij de omschrijving van "Mariscus", een benaming die wordt toegepast op de chlorocyperoïde planten met afvallende aartjes die uit 2 of meer glumae zijn opgebouwd zonder verdere bloeimorfologische specialisaties. De afsplitsing van enkele meer gespecialiseerde taxa maakt dat ook Mariscus een minstens parafyletisch genus voorstelt, en nog meer waarschijnlijk zelfs een polyfyletisch aggregaat van een aantal sectiones die door de herhaalde en onafhankelijke ontwikkeling van een basaal artikulatiepunt uit diverse Cyperus-sectiones zijn weggegroeid. Opnieuw ontbreekt ons de nodige kennis en het onmisbare overzicht van de gehele groep om een beslissing in een of andere zin te nemen. De gepubliceerde pogingen om Mariscus te verdelen en op verschillende plaatsen in te sluiten bij Cyperus zijn nog onvoldoende gefundeerd, behalve wellicht bij KERN (1974: 592-661), maar in dit werk zijn slechts de tropisch Aziatische soorten -een minderheid van Mariscus- behandeld... Daarom wordt ook hier als pragmatische oplossing voorgesteld om Mariscus voorlopig als genus te behouden tot uit een vernieuwde monografische studie blijkt hoe we op een verantwoorde wijze dit inderdaad polyfyletische aggregaat binnen en buiten Cyperus kunnen verdelen.

Uit deze mariscoïde groep zijn op verschillende plaatsen hooggespecialiseerde taxa ontstaan die zich telkens a.h.v. 1 of meer (syn)apomorfieën goed laten karakteriseren.

Bij Torulinium valt het aartje helemaal in eenbloemige stukjes (gluma + vruchtje + volgend rachilla-internodium) uiteen. Zoals ook reeds opgemerkt door KÜKENTHAL (1935: 35) wordt in Cyperus (Mariscus) sectio Strigosi Kük. het vruchtje omgeven door de breed uitgegroeide rachillavleugels en verloopt deze rachilla enigszins zigzaggend, net zoals dat bij Torulinium het geval is, zonder echter in eenbloemige brokjes uiteen te vallen. De semofyletische (en wellicht ook fylogenetische) lijn is hiermee evenwel duidelijk zichtbaar.

Bij Remirea en Sphaerocyperus zijn de aartjes eenbloemig geworden (maar zonder verlies van de "overbodige" glumae), en hun bloemgestel is hoofdjesachtig samengetrokken. Als argumentatie om beide genera samen op een ontwikkelingslijn te plaatsen (RAYNAL 1973: 170, pl. 8) lijkt mij dit niet zeer overtuigend, maar bij gebrek aan een beter voorstel wordt ook deze opinie voorlopig aangenomen.

Drie genera met sterk gereduceerde aartjes vertonen onderling enige affiniteiten; hun aartjes, geaxilleerd door een kleine bractea, zijn nl. gereduceerd tot een enkele grote gluma ev. vergezeld van een min of meer rudimentaire rachilla en zeer zelden een zeer klein rudiment van een tweede gluma aan de top van de rachilla, afgezien van enkele teratologische gevallen (GOETGHEBEUR 1977: 436-437, fig. 1). Bij Ascopholis en Alinula is het aartjesprofyl nog aanwezig, bij de verder gespecialiseerde

Ascolepis is dit echter compleet verdwenen. Ascopholis is onvolgende bekend, maar het afwijkend makrobloemgestel en embryotype doen vermoeden dat dit genus eigenlijk geen directe banden met de andere twee bezit, dat de gelijkenis door parallelle evolutie moet worden verklaard. Alinula en Ascolepis daarentegen zijn m.i. wel nauw verwant, waarbij het bloemgestel van Alinula een zeer duidelijke schakel vormt tussen dat van de armbloemige Mariscus-soorten enerzijds en dat van het hooggespecialiseerde Ascolepis aan de andere kant. Deze semofylese is evident, maar de preciese fylogenetische lijn is dat minder. Vooreerst zijn de Alinula-soorten alle fijne eenjarigen, en zowel de bedoelde Mariscus- en meer oorspronkelijke Ascolepis-soorten zijn doorlevende planten met een vaak knolvormig verdikte basis. Verder is ook de rachilla bij deze armbloemige Marisci gereduceerd, in tegenstelling tot de situatie bij enkele Alinula- en Ascolepis-soorten met een rachilla die de lengte van de gluma benadert; echt zwaarwegend kunnen we dit argument niet noemen.

De origine van Monandrus is niet zo eenvoudig aan te duiden door de merkwaardige kenmerkenkombinatie van eenjarigheid, goed ontwikkelde en veelbloemige maar als geheel afvallende aartjes, een trimeer gynoecium, en een opvallende fenegriekgeur. Daarenboven kunnen bij bepaalde van deze soorten de glumae een spiralige positie innemen. VORSTER (1978: 360-361) suggereerde een affiniteit met Cyperus sectio Amabiles C.B. Clarke, maar moest zelf toegeven dat naast eerder oppervlakkige gelijkenissen een aantal belangrijke verschillen te noteren vielen. Mij is ook niet meteen duidelijk waar nieuwe gegevens kunnen worden gevonden om dit probleem op te lossen; de aansluiting op de chlorocyperoïde stam kan hier niet verder worden gepreciseerd.

De drie reeds eerder vermelde genera met lateraal gedimriseerd gynoecium vormen m.i. opnieuw een groep met duidelijke onderlinge affiniteiten. Als meest oorspronkelijk kunnen we Pycreus vermelden met een overwegend anthelavormig bloemgestel waarin de aren van aartjes steeds goed herkenbaar blijven; de glumae vallen individueel af. Een overgangsvorm naar Kyllinga kunnen we ons voorstellen onder de vorm van Queenslandiella, met haar open chlorocyperoïd bloemgestel (zoals bij Pycreus) maar met de eerder armbloemige, afvallende aartjes en glumae die in vorm en nervatuur duidelijk op Kyllinga lijken. Als supplementair merkwaardig feit is er ook bij deze plant de sterke fenegriekgeur waar te nemen...

Tenslotte blijft er nog een laatste, hoog gespecialiseerd groepje over, met Volkiella en Lipocarpa s.l. (incl. Hemicarpa en Rikliella). Meestal wordt aangenomen dat deze soorten zich uit mariscoïde voorouders hebben ontwikkeld en een gemeenschappelijke basis met Ascolepis zouden bezitten. Technisch gezien vertonen deze planten inderdaad allemaal een sterk gereduceerd 1-bloemig aartje waarvan niet meer dan het profyl en de eerste gluma overgebleven zijn. Zo wordt echter een zeer belang-



rijk verschil uit het oog verloren, nl. de vérgaande reductie van profyl en eerste gluma en de sterke ontwikkeling van de aar-tjesbractea bij Lipocarpa c.s., terwijl de verhouding bij Asco-lepis c.s. net omgekeerd is. Ik meen dan ook dat hier eerder sprake is van twee parallelle lijnen, toegegeven wellicht beide uit mariscoïde voorouders, maar zonder direkte gemeenschappelijke basisgroep. In tegenstelling tot Ascolepis waarvan we het ontstaan uit Mariscus-voorouders vrij eenvoudig kunnen rekonstrueren dank zij de aanwezigheid van Alinula, is de afleiding voor Lipocarpa niet zo evident. Geen enkele soort uit de mariscoïde groep vertoont nog maar een aanzet tot relatieve reductie en uitgroeiing van resp. gluma en bractea (tabel 8.8.3).

Tabel 8.8.1 : Een vergelijking van enige primitieve Cypereae

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Oxycaryum</u></b>	<b><u>Kyllingiella</u></b>	<b><u>Scirpoides</u></b>	<b><u>Androtrichum</u></b>
<i>Involucrale bracteae</i>				
- <i>aantal</i>	enkele	enkele	1 grote	1 grote
- <i>positie</i>	uitgespreid	uitgespreid	opgericht	opgericht
<i>Profyl op primaire</i>				
<i>zijassen</i>	+	- (+)	+	+
<i>Aartjesprofyl</i>	-	-	+	+
<i>Glumastand</i>	spiralig	spiralig	spiralig	distich
<i>Filamenta verlengend</i>	-	-	+	+++
<i>Vruchtige kurkachtig</i>				
<i>verdikt</i>	++	-	-	-
<i>Stijltakken</i>	2	3	3	3
<i>Blad met lamina</i>	+	+	-	-
<i>Oude bladschede ver-</i>				
<i>weren vezelig</i>	-	+	-	-
<i>Areaal</i>				
- <i>Amerika</i>	+	-	-	+
- <i>Afrika</i>	+	+	+	-
- <i>Azië (tropisch)</i>	-	-	-	-
- <i>Australië</i>	-	-	+	-



## 8.1. Oxycaryum Nees

---

### 1. Taxonomie

Type: O. schomburgkianum Nees, nom. illeg. (= O. cubense (Poepp. & Kunth) Lye)

Eén enkele soort, die soms in enige nauw verwante soorten wordt opgesplitst (PALLA 1908a: 169-170), maar een groot areaal kent en vrij frekvent is verzameld, is erin geslaagd om de botanische wereld zeer lang "om de tuin te leiden". Dit laat zich afleiden uit het groot aantal synonimen die ze heeft ontvangen in de genera Scirpus, Oxycaryum, Mariscus, Cyperus, Courtoisia, Anosporum, Kyllinga, Crepidocarpus en Isolepis! Een dergelijke lijst toont aan dat deze plant in zich kenmerken verenigt die elk op zichzelf min of meer typerend zijn voor een van deze genera.

Omwille van de spiralige plaatsing van de glumae is ze meestal in de Scirpeae s.l. geplaatst. Sinds de embryografische studie van VAN DER VEKEN (1965) en de opsplitsing van Scirpus is daar een einde aan gekomen en wordt Oxycaryum in de Cypereae s.l. ondergebracht, hoewel de exakte positie daar nog moet worden gepreciseerd.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Oxycaryum cubense (Poepp. et Kunth) K. Lye

##### A. Bloemgestel: (\*A)

- De hoofdas is vertakt volgens een dicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld.
- De zijassen vertakken volgens een zeer dicht NVP, met bracteae zonder gesloten bladschede, maar zonder profyl! Het eerste internodium van de zijassen van eerste orde is meestal gestrekt, dat van de zijassen van tweede orde (die de aartjes dragen) niet.

## 8.1. Oxycaryum

- Een aartje is opgebouwd uit een 8-tal spiralig geplaatste glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden zonder glumella en een dimeer, dorsiventraal afgeplat gynoecium.

Besluit: Cyperus-type, maar afwijkend door de niet distiche glumae.

## B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 311, fig. 35K)

- De omtrek is obovaal, met licht ingebogen flanken, het kotyl is licht umbonaat.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 niet, basaal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig tot smal ellipsvormig, basaal gelegen door de vrijwel symmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, en is // b1.

Besluit: Cyperus-type, matig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- MONOYER (1933: 88-89, pl. 19, sub Scirpus).
- CHERMEZON (1937: 156, sub Scirpus).
- METCALFE (1971: 456-471, fig. 61 A, B & 62 C, D).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- G. Bouxin & M. Radoux 948, Rwanda (GENT)
- H. Schlieben 6559, Tanzanië (GENT)
- J.J. Symoens 5926, Zaïre (GENT)

### 3. Bespreking

Het Cyperus-embryotype en de in meer dan één opzicht originele anatomie, met een merkwaardige hypolytroïde affiniteit (METCALFE 1971: 470) maken dat deze soort niet meer in Scirpus kan worden behouden. De verwantschap ligt duidelijk meer met de Cypereae, en meer bepaald met Cyperus zelf, waarvan ze wellicht een vroege afsplitsing voorstelt.

Enige keren (o.a. BÖCKELER 1869: 25-26; CHERMEZON 1924: 852-853) is een verwantschap met Anosporum gesuggereerd, omwille van het eveneens door een kurkachtig weefsel omhulde en dus drijvende vruchtje. VAN DER VEKEN (1965: 311, fig. 35K, 30E) vermeldt zelfs een zekere gelijkenis van de embryo's van beide taxa, die m.i. echter niet duidelijker is dan met enige andere Cyperus-soort. De uitgesproken gelijkenis van de vruchtjes is wellicht aan konvergentie toe te schrijven, door de groei in gelijkende milieus.

De positie als apart genus is houdbaar indien Oxycaryum als een vroege afsplitsing van de lijn Scirpeae naar Cypereae wordt beschouwd, maar wel reeds een eind afgedreven van deze oorspronkelijke splitsing, te merken aan het bloemgestel zonder aartjesprofyllen, het bijzonder gemodificeerde vruchtje, het bezit van een embryo van het geëvolueerde Cyperus-type.

Vereniging met Anosporum lijkt me niet houdbaar, want tegenover die ene gelijkende structuur (vruchtbouw), staan veel meer sterke verschillen (bouw van bloemgestel, zeer talrijke en kleine aartjes zonder profyl en met spiralige plaatsing van glumae, lange en bladachtig ontwikkelde bracteae,...). Aangezien deze soort zich door geen enkel kenmerk duidelijk laat aansluiten bij een bekend genus, verkies ik hiervoor de afzonderlijke generische positie (tabel 8.8.1).

Ooit is een tweede, mij onbekende soort voor dit genus gesuggereerd nl. Scirpus orbicephalus Beetle (BEETLE 1944: 262), met een behoorlijk ingewikkelde nomenklatuur. KOYAMA & MCVAUGH (1963) hebben gepoogd aan te tonen dat deze soort eigenlijk in Cyperus sectio Dichostylis zou thuishoren, omwille van de min of meer distich geplaatste glumae, en de aanwezigheid van een profylachtig leeg kafje aan de basis van elk aartje. Dit zijn natuurlijk ongegronde argumenten, maar de preciese positie van deze soort kan ik zonder persoonlijke studie van enig materiaal niet nader bepalen.

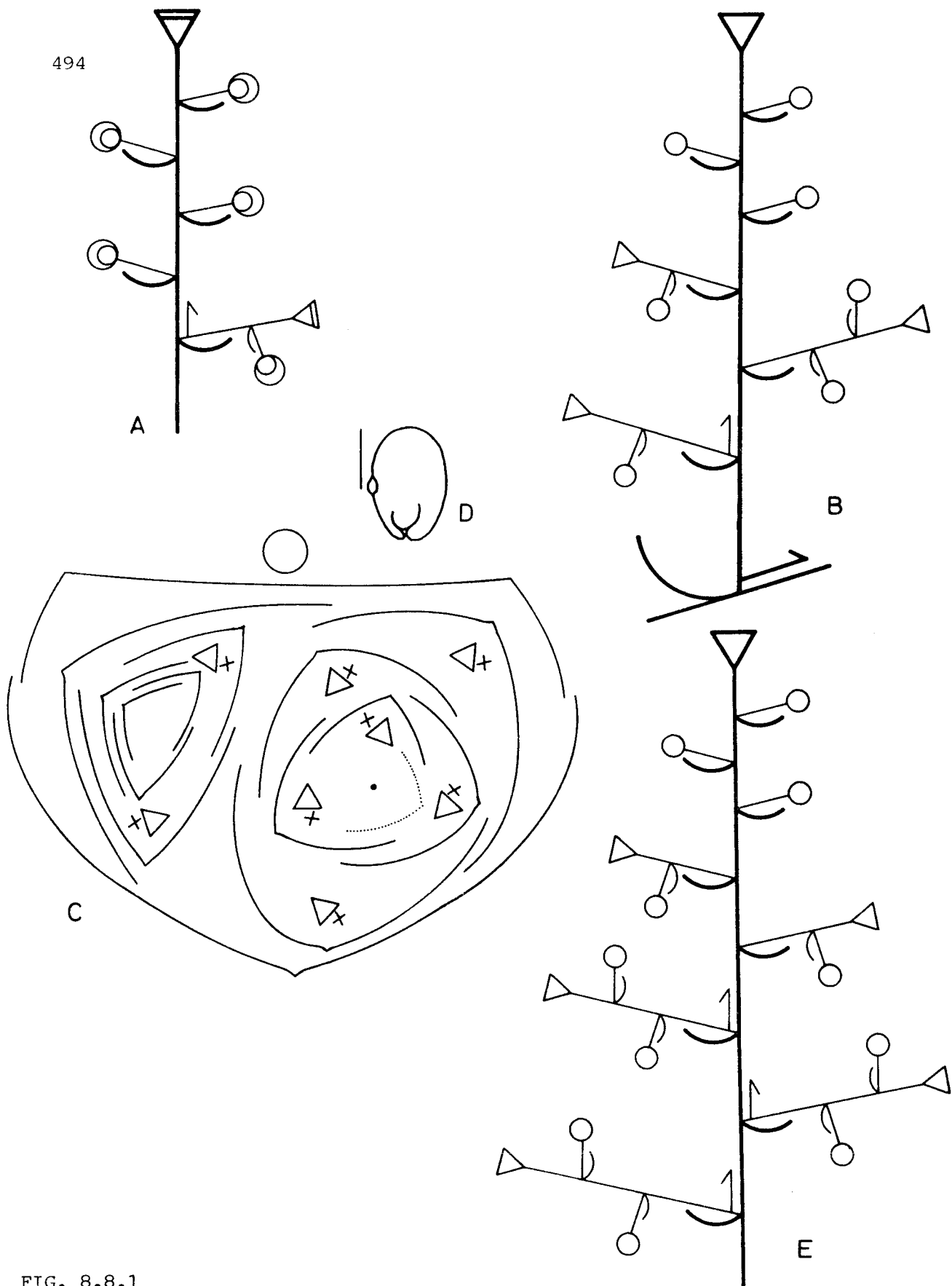


FIG. 8.8.1

*Kyllingiella microcephala* (Steud.) Lye -A: bloemgestel, zijzicht. -B: deelbloemgestel, zijzicht. -C: id., bovenzicht. -D: embryo, sagittaal. (A-C: Lissowski c.s. 9284, BR; D: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 35V).

*K. polyphylla* (A. Rich.) Lye -E: bloemgestel (E: Robinson 3272, BR).

## 8.2. Kyllingiella R. Haines & K. Lye

---

### 1. Taxonomie

Type: K. microcephala (Steudel) R. Haines & K. Lye

Dit recent opgerichte genus omvat slechts enkele soorten, die vroeger meestal in Isolepis (of Scirpus s.l.) waren ondergebracht. In Isolepis passen ze niet bijzonder goed door het -ook habitueel- terminale bloemgestel, omringd door bladachtig verlengde bracteae (zoals in Lipocarpha p.p.). Verder zijn ook de glumae en de vruchtwand sterk verschillend gebouwd (HAINES & LYE 1978: 176).

Een zeer belangrijke vraag is die van de morfologische waarde van de structuren die hier als "aartjes" worden herkend. De auteurs van het genus zijn duidelijk geneigd om die als "pseudospikelets" te interpreteren (o.c.: 177), d.w.z. aartjesachtige aggregaten van sterk gereduceerde, 1-bloemige aartjes (vergelijkbaar met de situatie bij Rikliella). Anderzijds laten zij evenwel de mogelijkheid open voor een afleiding uit Cyperus, door wijziging van de glumaestand. Zelfs verwantschap met Isolepis sluiten ze niet helemaal uit, hoewel op de onwaarschijnlijkheid daarvan wordt gewezen.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Kyllingiella microcephala (Steud.) Haines & Lye

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.8.1)

- De hoofdas is vertakt volgens een dicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede; profyllen ontbreken vaak.
- De zijassen zijn meestal onvertakt, en dragen aan de top elk een lateraal aartje.

## 8.2. Kyllingiella

- Een aartje is opgebouwd uit een wisselend aantal spirotristisch geplaatste glumae, die elk (behalve de bovenste, gereduceerde) een 2sl bloemetje axilleren.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 1(-2) meeldraden, zonder glumella, en een trimeer gynoecium.

Besluit: Cyperus-type, maar met spiralige plaatsing van de glumae.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 312, fig. 35V, sub Scirpus) (FIG. 8.8.1)

- De omtrek is ellipsvormig tot licht obovaal.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, basaal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, basaal waarneembaar en // b1.

Besluit: Cyperus-type, matig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- DRUYTS-VOETS (1970: 45-48, fig. 12).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- P. Bamps c.s. 4176, Angola (GENT)
- F. Malaisse 11304, Zaïre (GENT)
- F. Malaisse & P. Goetghebeur 389, Zaïre (GENT)

### 3. Bespreking

Op grond van het embryo- en anatomietype zou men kunnen denken aan een verwantschap met Isolepis (waarin dit taxon ook wel wordt geplaatst). Het bloemgestel is echter habitueel en ook structureel vrij sterk verschillend gebouwd (rel. sterk vertakt, profyllen ontbreken grotendeels, het hoofdjesachtig terminaal bloemgestel is omgeven door een "krans" van verlengde, min of meer bladachtige bracteae, de glumae en de vruchtwand zijn structureel verschillend,...). Vooral op grond van deze feiten is dit genus trouwens opgericht, en m.i. was en is dit ook te rechtvaardigen.

Blijft het probleem van de verwantschap, zoals gesteld in de taxonomie (cf. supra): met Isolepis, met Cyperus (via wijziging van de glumaestand), of met Cyperus (via verregerende reductie van de aartjes)?

Persoonlijk voel ik het meest voor een plaatsing bij de "lagere regionen" van de Cypereae-stamboom, waar ook bvb. Oxyca-ryum wordt geplaatst (RAYNAL 1973: pl. 8). Veel bewijsmateriaal bestaat hier niet voor, maar anderzijds zijn er ook geen argumenten tegen aan te voeren. In feite ben ik door eliminatie van de andere mogelijkheden tot dit besluit gekomen: affiniteiten met Isolepis lijken me niet erg waarschijnlijk door het ontbreken 1) van het zeer typisch pseudolaterale bloemgestel en 2) van het Ficinia-embryotype; de beoordeling van het Kyllingiella-aartje als een aar (een reductieprodukt opgebouwd uit een groot aantal 1-bloemige aartjes) d.w.z. affiniteit met de enkele hooggeëvolueerde Cypereae lijken nog meer onzeker door het ontbreken van enige overgangstaxa of andere aanwijzingen in die richting (tabel 8.8.1).

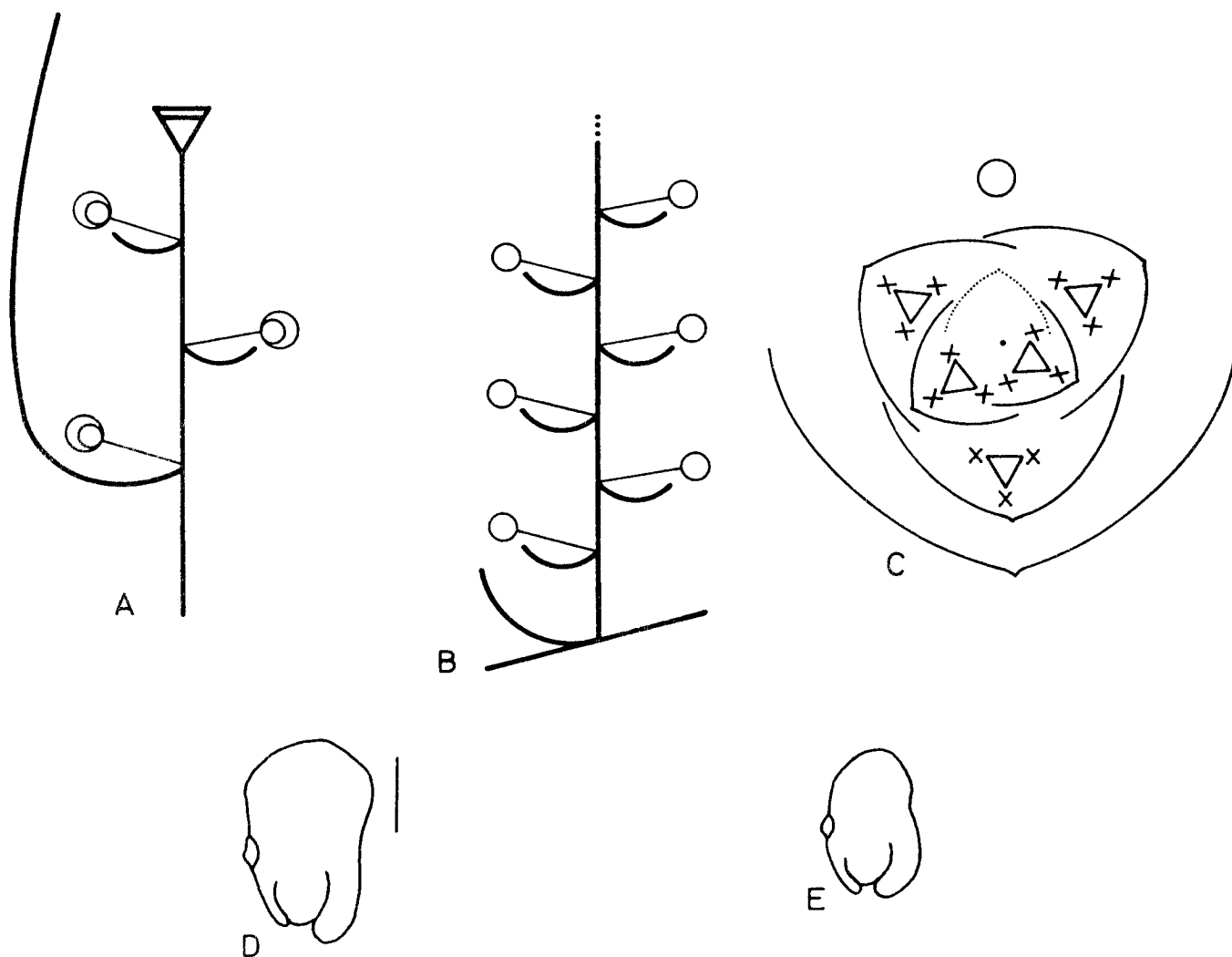


FIG. 8.8.2

*Scirpoides holoschoenus* (L.) Sojak —A: bloemgestel, zijzicht. —B: laterale aar, zijzicht. —C: lateraal aartje, bovenzicht. —D: embryo, sagittaal. (A-C: Dubuis 7179, GENT; D: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 35N).

*S. burkei* (C.B. Clarke) Goetgh., comb. nov. provis. —E: embryo, sagittaal. (E: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 35M).



### 8.3. Scirpoides Séguier

---

#### 1. Taxonomie

Lectotype: S. holoschoenus (L.) Sojak (lectotypifikatie door ?)

Deze ene polymorfe Euraziatische soort was lange tijd de enige die binnen dit genus werd opgenomen. Geleidelijk aan zijn mogelijke verwanten opgespoord en ontdekt, die in Isolepis of Scirpus s.l. waren beschreven, zoals I. dioica Kunth, I. thunbergii Schrad., S. burkei C.B. Clarke, S. nodosus Rottb., S. prolifer Rottb. Hun insluiting is in de meeste gevallen als voorlopig te beschouwen, en ook de homogeniteit van deze groepen moet nog worden bevestigd. Dit kan evenwel slechts gebeuren a.h.v. een revisorische studie, waarbij meteen ook Ficinia en Isolepis moeten worden opgenomen. Het is immers duidelijk geworden dat deze drie genera bepaalde raakpunten vertonen, gekoncretiseerd in het bestaan van een aantal overgangsoorten die kenmerken van verschillende van deze drie genera in zich verenigen. Meer details zijn vermeld bij Ficinia en Isolepis, en een interessante bespreking vinden we bij WILSON (1981a: 162).

De tot voor kort meer gebruikte naam Holoschoenus Link moet nu als een synonym worden beschouwd door het vrij recent vaststellen van de validiteit van de oudere naam Scirpoides Séguier, bevestigd in STAFLEU (1978: 36). SOJAK (1972a: 61-62, 1972b: 127 & 1983: 21) heeft zoals vaker de zaken wat willen bespoedigen en publiceert een hele reeks nieuwe combinaties in Scirpoides op de hem kenmerkende onkritische wijze.

#### 2. Gegevens per soort

- 1) Scirpoides burkei (C.B. Clarke) Goetgh., comb. nov. provis.

A. Bloemgestel: (\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een verdicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn aanwezig; de laagste bractea staat in het verlengde van de stengel.

## 8.3. Scirpoides

- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP, maar herhalen anders het patroon van de hoofdas; hun eerste internodium is gestrekt, zodat een samengestelde anthella van hoofdjes wordt bekomen.
- De hoofdjes zijn eigenlijk sterk verdichte, min of meer kogelvormige samengestelde aren, met laterale aartjes, geaxilleerd door een bractea en mét profyl, en op elke vertakte as een terminaal aartje.
- Een aartje is opgebouwd uit talrijke spiralig geplaatste glumae die elk een 2sl bloemetje axilleren.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2 meeldraden zonder glumellae, en een trimeer gynoecium.

Besluit: Cyperus-type, maar met spiralig geplaatste glumae.

## B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: fig. 35M) (FIG. 8.8.2)

- De omtrek is ellipsvormig met ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, basaal gericht;  
              - wk is goed ontwikkeld, lateraal.
- Frontaal: - ks is breed ellipsvormig, basaal en // b1.

Besluit: Cyperus-type, matig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J. Burtt-Davy 17392, Zuid-Afrika (K)
- P. Goetghebeur 4483, *ibid.* (GENT)
- C. Reid 752, *ibid.* (GENT)
- M. Werger EW 177, *ibid.* (U)

2) Scirpoides holoschoenus (L.) Sojak

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.8.2)(\*A)

- Zoals bij S. burkei, maar de anthela is vaak enkel eerstegraads, zelden tweedegraads, of soms tot een enkel hoofdje samengetrokken. In de (grotere en meer compacte) hoofdjes ontbreken de profyllen. Het bloemetje heeft 3 meeldraden.

Besluit: Cyperus-type, maar met spiralig geplaatse glumae, of Isolepis-type?

B. Embryo: (DIDRICHSEN 1897: 4-5, fig. 4, sub Scirpus; VAN DER VEKEN 1965: 310-311, fig. 35N, sub Scirpus) (FIG. 8.8.2)

- Zoals bij S. burkei.

Besluit: Cyperus-type, matig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PALLA (1889: 297, t. 11, fig. 2).
- RIKLI (1895: 572).
- PFEIFFER (1927a: 123-124, sub Scirpus).
- MONOYER (1933: 75-78, pl. 17, sub Scirpus).
- METCALFE (1971: 456-471, fig. 61-62, sub Scirpus).
- BERTON (1977: 3, fig. 4).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- P. Goetghebeur 1028, 1043 & 1334, Turkije (GENT)
- P. Goetghebeur 5246, Frankrijk (GENT)
- M. Hoffmann 1764, ibid. (GENT)
- J. Rammeloo 1625, Corsica (GENT)
- J.J. Symoens E 1052, Frankrijk (GENT)

### 3. Bespreking

Door hun bloemgestel- en embryotype komen deze soorten in de cyperoïde buurt terecht, met affiniteiten zowel naar de Cypereae (embryo, makrobloemgestel) als naar de Ficinieae (spiralig geplaatste glumae, vooral zuidelijk areaal). Omdat we hier bij dergelijke randgevallen het embryografisch argument laten doorwegen, wordt Scirpoides in de Cypereae opgenomen, hoewel we bepaalde gelijkenissen met Isolepis niet kunnen ontkennen.

Binnen de Cypereae kan ik als mogelijke dichte verwant Androtrichum aanduiden. Inderdaad, een behoorlijk aantal kenmerken bezitten deze planten gemeenschappelijk: een seriaat rizoom (Scirpoides p.p.), een juncoïde habitus (Scirpoides p.p.) met sterk gelijkende stengelanatomie (METCALFE 1971: 470), een soms volledig samengedrongen anthela van hoofdjes, aartjes met een zeer korte rachilla, en... verlengende filamenten (matig verlengd in Scirpoides). Vooral het bezit van deze laatste twee kenmerken, met een zeer beperkt voorkomen binnen de Cypereae, maakt dat beide genera hier samengeplaatst worden (tabel 8.8.1).

## 8.4. Androtrichum (Brongn.) Brongn.

---

### 1. Taxonomie

Type: A. polycephalum (Brongn.) Brongn., nom. illeg. (= A. trigynum (Spreng.) Pfeiff.)

Opnieuw gaat het om een monotypisch genus, een buitenbeentje dat reeds in 6 verschillende genera werd geplaatst, en 5 verschillende soortsepitheta heeft gekregen (BARROS 1933: 178; PFEIFFER 1937a: 10-11), wat aantoont dat de systematische positie van deze plant niet eenvoudig is te bepalen, en anderzijds dat er moeilijkheden zijn geweest bij het herkennen van de soort.

Uit de lijst van genera (Abildgaardia, Cyperus, Eriophorum, Scirpus) kan worden vermoed dat deze soort in zich min of meer opvallende kenmerken van die genera combineert, en bijgevolg is ze in een ervan of omwille van de ongewone combinatie in een nieuw genus (Androtrichum, Comostemum) geplaatst. Naargelang van de toegekende genusnaam, kon deze soort ook van tribus wisselen...

Comostemum Nees is gepubliceerd met drie soorten, waarvan twee nomina nuda, en een derde (als eerste in niet-alfabetische volgorde!) C. montevidense (Link) Nees conspecifiek is met de typesoort van Androtrichum.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Androtrichum trigynum (Spreng.) Pfeiff.

##### A. Bloemgestel: (\*A)

- Hoofd- en zijassen vertakken volgens een (zeer) dicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld; het eerste internodium van de laagste zijassen van eerste graad is al of niet gestrekt; de laagste bractea is kort bootvormig en staat in het verlengde van de stengel; de aartjes zijn tot hoofdjes samengedrongen.

## 8.4. Androtrichum

- Een aartje is opgebouwd uit een aantal distiche glumae, elk met een 2sl bloemetje, die dwars staan op de bractea.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden (waarvan de filamenta na de bloei sterk verlengen) zonder glumellae, en met een trimeer gynoecium, waarop soms een kleine, blijvende stijlbasis merkbaar is; de stijl is zeer diep verdeeld in drie takken.

Besluit: Cyperus-type, met als ongewoon kenmerk de verlengde filamenta.

## B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 342, fig. 32I)

- De omtrek is ellipsvormig tot licht obovaal, met ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 niet, basaal;  
- wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig tot smal ellipsvormig, basaal gelegen door de quasi symmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, // b1.

Besluit: Cyperus-type, matig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 569).
- PALLA (1908a: 170).
- METCALFE (1971:75, fig. 11 A, C).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- P. Goetghebeur 4764, Argentinië (GENT)
- J. Lindeman ICN 9100, Brazilië (U)
- Rosengurtt B-3904, Uruguay (U)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- De verlengde filamenta hebben vaak de idee van een Eriophorum-soort gewekt, waarmee echter alleen een konvergente gelijkenis bestaat. Niettemin is een zekere verwantschap met de Scirpeae vaak gesteld (o.a. door KÜKEN-THAL 1935: 30) ondanks de distiche plaatsing van de glumae, een voor de Scirpeae ongewoon kenmerk. RAYNAL (1973: pl. 8) vermeldde foutief spiralig geplaatste glumae.

#### B. Embryo:

- Niet ten onrechte wordt door VAN DER VEKEN (1965: 342) gewezen op de sterke gelijkenis die bestaat met het embryo van Scirpoides, o.a. door de ontbrekende koleoptielkiel, het symmetrisch ontwikkelde koleoptiel, en de smal ellipsvormige ks. Toch moet deze stelling worden gerelativeerd, want bij deze weinig gedifferentieerde embryo's zorgt eigenlijk de afwezigheid van bepaalde kenmerken voor de gelijkenis.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- Ook anatomisch blijkt een merkwaardige gelijkenis met Scirpoides te bestaan (vorm stengelddoorsnede, ligging sklerenchymkappen, ligging vaatbundels,...) zoals door PALLA (l.c.) en METCALFE (l.c.) resp. wordt vermeld en aangetoond.

#### 4. Bespreking

De affiniteiten van dit genus zijn lang wat onduidelijk gebleven, door de oppervlakkige gelijkenis met diverse andere genera. Nu echter zowel bloemgestel- als embryotype tot het Cyperus-type blijken te behoren, kan maar weinig meer worden getwijfeld aan de positie dicht bij de Cypereae s.l. De erkenning als zelfstandig genus is evenmin aan veel twijfel onderhevig, door de bijzondere combinatie van kenmerken (vooral met de sterk verlengde filamenta!).

De opvallende gelijkenissen met Scirpoides zijn nu ook bekend geworden, en niet toevallig heeft RAYNAL (1973: pl. 8) dit genus op zijn inmiddels klassiek wordend fylogenetisch schema inderdaad dicht bij de Ficinieae geplaatst. Meer dan waarschijnlijk korrekt zou ik dit toch niet durven noemen, omdat nog wel andere genera dit embryotype vertonen, en omdat anatomische gelijkenissen vaak eerder op auto-oecologische gelijkenis dan op fylogenetische verwantschap kunnen wijzen. Voorlopig lijkt het me wel de minst slechte oplossing, die dus ook hier wordt aangehouden (tabel 8.8.1).



## 8.5. Cyperus L.

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: C. halpan L. (hier voorgesteld)

De nieuwe lectotypifiekatie betekent eigenlijk een totale ommekeer voor de verhoudingen binnen Cyperus s.s., aangezien sinds het begin van deze eeuw steeds C. esculentus L. als type was voorgesteld (BRITTON & BROWN 1913: 297; HITCHCOCK & GREEN 1929: 118) en nu algemeen aanvaard is geworden (PHILLIPS 1951: 152; KERN 1974: 601; HAINES & LYE 1983: 177; TUCKER 1983: 6). Over de rechtsgeldigheid van beide eerste lijsten is een lezenswaardig stukje geschreven door JONES (1960).

Reeds RAYNAL (1973: 166) had gewezen op een potentieel probleem, met als oorzaak de chlorocyperoïde anatomie van C. esculentus, maar trekt niet het daaruit volgende besluit, want eerder acht hij nieuwe namen nodig dan het verwerpen van de klassieke lectotypifiekatie. Zelf verkies ik de andere oplossing, behoud van de namen en wijziging van het lectotype. Daarbij baseer ik me op Artikel 52.1 van de Code (VOSS 1983: 47) dat de typifiekatie en naamgeving regelt bij de opsplitsing van een genus. Uit Cyperus is nl. door RIKLI (1895: 561, 563) een genus Chlorocyperus afgesplitst, omwille van de chlorocyperoïde anatomie die hij bij deze soorten had waargenomen. Ook Cyperus esculentus L. behoort tot deze groep, waardoor de lectotypifiekatie van Cyperus met deze soort niet korrekt is. HITCHCOCK & GREEN (l.c.) hebben trouwens het goede argument gebruikt: "since some authors divide the genus, the standard species should be chosen from the group Eucyperus", maar ze hebben Eucyperus nog te breed opgevat door geen rekening te houden met RIKLI's visie. Bijgevolg moeten we uit de 15 originele Linneaanse Cyperi de soorten met eucyperoïde anatomie aanstippen en een van die twee (C. halpan L. en C. fuscus L.) kiezen als lectotype. Hier is geopteerd voor de eerste soort, omdat deze het met de eucyperoïden gelieerde bloemgesteltype in zijn duidelijkste vorm vertoont, en omdat ze verder ook wijd verbreid is in alle tropische en subtropische gebieden; daarenboven is ze als eerste in niet alfabetische volgorde vermeld bij de Cyperi met de typische driekantige stengel.

Om de bespreking van dit omvangrijk genus wat meer overzichtelijk te maken, zijn enige onderdelen die regelmatig als genus worden erkend (maar even regelmatig in Cyperus worden ingesloten), hier afzonderlijk behandeld. Uit deze reeks worden

volgende taxa als volwaardige genera beschouwd: Alinula, Courtoisina, Kyllinga, Pycneus, Queenslandiella, Remirea, Sphaerocyperus; andere worden voorlopig op genusniveau besproken, omwille van bestaande twijfel over de geldigheid van de gebruikte kenmerken of over de homogeniteit van het taxon: Anosporum, Ascopholis, Galilea, Juncellus, Mariscus, Monandrus, Sorostachys, Torulinium. De meeste uit deze rij zijn het genusniveau wellicht niet waard.

Tenslotte zijn er nog twee genera die hier zelfs geen afzonderlijke behandeling hebben gekregen, maar meteen onder Cyperus worden besproken, nl. Papyrus Willd., gebaseerd op een foutieve morfologische interpretatie van bepaalde organen van een plant die we nu kennen als Cyperus papyrus L. (KÜKENTHAL 1935: 29), en Chlorocyperus Rikli. Dit laatste genus is opgericht met 23 bij naam vermelde soorten, waarvan 13 tot Pycneus behoren, 2 tot Juncellus, 1 tot Mariscus, 1 tot Galilea. Van de 6 overblijvende soorten is C. eragrostis een eucyperoïde plant; blijven dus over als typische chlorocyperoïden C. jacquinii (= C. nutans Vahl), C. articulatus, C. barteri (= C. pustulatus Vahl), C. iria en C. papyrus. Gezien deze laatste soort zich als eerste op RIKLI's lijst bevindt, en daarenboven van een afbeelding is voorzien, stel ik hier voor om deze soort als lectotype voor Chlorocyperus aan te duiden. De opname van deze soort door RIKLI (1895: 563) in zijn nieuw genus heeft als gevolg dat bij een eventuele generische erkenning van deze groep de prioritaire naam Papyrus moet worden gebruikt. Of die bewuste soort nu al dan niet als lectotype wordt aanvaard, doet daarbij niets ter zake, maar ik meen dat de voorgestelde keuze van Cyperus papyrus deze synonymie alleen maar duidelijker zou maken.

Precies deze afsplitsing van Chlorocyperus heeft de infragenerische systematiek van Cyperus sterk beïnvloed, maar meteen werd ook een zwakke kant van dit algemeen zeer belangrijk geachte kenmerk duidelijk, door de onvolkomen korrelatie met de bloemgestelkenmerken: de twee systemen, gebaseerd op resp. anatomische en bloeimorfologische kenmerken staan gedeeltelijk in konflikt met elkaar. De eerste, anatomisch gebaseerde indeling dankt zijn ontstaan aan RIKLI (1895: 563, 568), die meteen wel zeer ver ging en op basis van de al of niet aanwezigheid van een inwendige chlorenchymschede Cyperus in 2 genera Chlorocyperus en Cyperus s.s. opsplijfde (en beide zelfs elk in een afzonderlijke subfamilie onderbracht, resp. Chlorocyperoideae en Cyperoideae). Reeds snel kwam hierop kritiek. PALLA (1896: 147-148) plaatst beide "genera" weer bijeen, met de bijkomende opmerking dat het monofyletisch karakter van beide genera helemaal niet vaststaat: Chlorocyperus kan (p.m.p.) een natuurlijk genus voorstellen hoewel het meermaals ontstaan van de chlorenchymschede niet onmogelijk is, en de eucyperoïde anatomie kan zelfs (p.p.) door reductie uit het chlorocyperoïde type zijn ontstaan. Door deze opvatting wordt zijn latere opsplitsing van Cyperus (PALLA 1905b) verklaard. De tweede, bloeimorfologisch gebaseerde indeling vindt zijn oorsprong bij CLARKE (1893: 597, 605) die na vruchteloze pogingen (CLARKE 1884: 83-85) dan toch

een kenmerk meent te hebben gevonden om dit onhandelbare reuzegenus Cyperus in twee werkbare eenheden te verdelen, nl. subgenus Pycnostachys en Choristachys, gekenmerkt door bloemgestellen met aartjes die resp. digitaal tot zeer dicht opeen of (kort) aarvormig gegroepeerd zijn, de bloemgestellen zelf zijn resp. antheloïd ("umbellate") tot hoofdjesachtig of antheloïd met corymbiforme aren (zie fotoatlas!).

Het probleem bestaat nu hieruit, dat in beide systemen een aantal sectiones zich door het andere kenmerk van de resterende in hun (sub)genus onderscheiden. Met name de sectiones Glutinosi, Amabiles, Bobartia, Platystachyi, Rupestres en Dichostylis (naamgeving volgens KÜKENTHAL 1935-1936) delen de chlorocyperoïde anatomie van Chlorocyperus met het verdichte digitaal tot hoofdjesvormig bloemgestel van Pycnostachys. Dit probleem werd ten andere door DRUYTS-VOETS (1970) zeer helder geïllustreerd in haar systematisch-anatomische studie van Cyperus. RAYNAL (1973: 165-166) wijst op deze moeilijkheid en merkt terecht op dat het wellicht meer oorspronkelijk type bloemgestel (met ontwikkelde aaras) verbonden is met het meer geëvolueerde anomiotype (chlorocyperoïde bouw). Met deze auteur gaan we akkoord om het optreden van de chlorocyperoïde structuur als zeldzamer te beschouwen dan het verdichten van het bloemgestel, waardoor de soorten met verdichte bloemgestellen, partim chlorocyperoïden en partim eucyperoïden, als twee (of meer!) parallelle groepen moeten worden beschouwd (o.c.: 167, fig. 7).

Twee types oplossingen zijn voorgesteld. Enerzijds is er CHERMEZON (1937: 69, 72, 73) die in zijn sleutel tot de Malagassische soorten de twee subgenera Cyperus en Chlorocyperus onderscheidt, gebaseerd op de anatomische verschillen. Dit betekent dat zijn beide subgenera bloeimorfologisch heterogeen zijn, wat blijkt uit zijn sleutel waarin meteen de open en verdichte bloemgestellen uiteen worden gehaald. Zoals reeds aangegeven volgt RAYNAL (1973) deze indeling. De andere oplossing bestaat uit het verder opsplitsen van de eucyperoïde en chlorocyperoïde groep tot bloeimorfologisch homogene eenheden worden bereikt, nl. subgenus Chlorocyperus s.s. met de aarvormige (deel)bloemgestellen, en enkele kleinere subgenera om de diverse chlorocyperoïde sectiones met verdicht bloemgestel een gelijkwaardige rang toe te kennen; mutatis mutandis geldt hetzelfde voor de eucyperoïde groep. Dit is de techniek gevolgd door LYE (1981a & 1981b) en HAINES & LYE (1983: 10, 145-292), maar met het bijkomend probleem dat deze auteurs Cyperus weer in de heel brede zin opvatten, en binnen zowel de eucyperoïde als de chlorocyperoïde groep een groot aantal (totaal: 15) subgenera erkennen, die hier p.m.p. afzonderlijk zijn behandeld en sommige zelfs als genus zijn erkend (Courtoisina, Kyllinga, Alinula, Pycneus, Queenslandiella). Met deze visie kunnen we in principe akkoord gaan, maar niet met de daar voorgestelde praktische uitvoering; vooreerst zijn de reeds vermelde genera m.i. als zodanig te erkennen, en ten tweede zijn van de overblijvende subgenera diverse eerder heterogeen van samenstelling, wat trouwens door HAINES & LYE (1983: 214, 252, 254) zelf wordt toegegeven.



## 2. Algemene gegevens

## A. Bloemgestel: (\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een min of meer verdicht tot zeer dicht NVP; de bracteae hebben een zeer korte gesloten of open bladschede.
- De zijassen herhalen het patroon van de hoofdas, hun eerste internodium is al of niet verlengd; profyllen zijn overal aanwezig, behalve soms bovenaan in dicht samengetrokken bloemgestellen.
- De aartjes zijn opgebouwd uit een wisselend (vaak: groot) aantal distiche (zelden spiralige: \*A) glumae, die elk een 2sl bloemetje dragen.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 1-2-3 meeldraden, zonder glumellae, en een trimeer of zelden dorsiventraal afgeplat dimeer gynoecium, zonder blijvende of gedifferentieerde stijlbasis.

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: (PATEL & SHAH 1962: fig. 53; VAN DER VEKEN 1965: 290-298, foto 6, 8-9, fig. 29-30)

- De omtrek is min of meer ellips- tot spoelvormig met soms licht ingebogen flanken en verbreed kotyl.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 matig tot niet, basaal;  
- wk is goed tot matig ontwikkeld, lateraal.
- Frontaal: - ks ligt basaal onder en // met b1, soms sub-basaal door de asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel.

Besluit: Cyperus-type, matig tot goed gedifferentieerd.

## 8.5. Cyperus

## C. Vegetatieve anatomie:

- DUVAL-JOUE (1874).
- HABERLANDT (1882: 174).
- RIKLI (1895: 563, 568).
- PALLA (1900a: 200-201, 1900b: 213-214, 216-217 & 1905b: 2546-2549).
- PFEIFFER (1927a: 119).
- CHERMEZON (1937: 69-76).
- DRUYTS-VOETS (1970).
- METCALFE (1971: 191-209, fig. 28-30).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).
- RAYNAL (1973: 165).
- BAIJNATH (1975).
- BAIJNATH & GETLIFFE (1977: 34).
- DENTON (1983).

Besluit: eucyperoïde én chlorocyperoïde anatomie  
 (overzicht op sectio-niveau in DRUYTS-VOETS  
 1970: 32-33).

## D. Bestudeerd materiaal:

- C. acuminatus Torr. & Hook.:  
     D. Castaner 5959, USA (GENT)
- C. albostriatus Schrad.:  
     P. Goetghebeur 4401, Zuid-Afrika (GENT)  
     C. Reid 518, ibid. (GENT)  
     C. Reid 726, ibid. (GENT)
- C. alternifolius L.: levend materiaal, plantentuin Gent
- C. amabilis L.:  
     P. Bamps & S. Martins 4285, Angola (GENT)  
     E. Coppejans 593, Zuid-Afrika (GENT)  
     A. Dhont 8, Madagascar (GENT)
- C. articulatus L.:  
     A. Caljon 2141, Burundi (GENT)
- C. chalaranthus Presl:  
     J. Breteler 4010, Venezuela (GENT)
- C. compressus L.: R. Viane 1412, Ivoorkust (GENT)
- C. dichroostachyus L.:  
     W. Van Cotthem 1214, Kenya (GENT)
- C. difformis L.: P. Goetghebeur 4903, Kameroen (GENT)  
     J. Kornas 4036, Zambia (GENT)
- C. distans L.f.:  
     E. Tijbaert 24, Ivoorkust (GENT)  
     R. Viane 992, ibid. (GENT)  
     C. Vanden Berghen 2869, Senegal (GENT)

- C. eragrostis Lam.:  
J.J. Symoens E 2209, Spanje (GENT)  
P. Van der Veken 12823, Frankrijk (GENT)
- C. esculentus L.:  
F. Malaisse 8488, Zaïre (GENT)  
C. Reid 741, Zuid-Afrika (GENT)  
R. Viane 815, Ivoorkust (GENT)
- C. fuscus L.: M.S. Clemens 1725, China (GENT)  
E. Violleau 3518, Frankrijk (GENT)
- C. giganteus Vahl:  
A. Leeuwenberg 11813, Fr. Guyana (GENT)
- C. halpan L.: P. Bamps c.s. 4145, Angola (GENT)  
P. Goetghebeur 5087, Kameroen (GENT)  
A. Leeuwenberg 2289, Ivoorkust (GENT)
- C. imbricatus Retz.:  
A. Kneucker Cyp. Exs. 247, Filippijnen (GENT)  
R. Viane 912, Ivoorkust (GENT)
- C. iria L.: K. De Smet 77-13, Bourkina Fasso (GENT)  
F.H. Sargent 8341, USA (GENT)
- C. longus L.: E. Coppejans 3116, Corsica (GENT)  
P. Goetghebeur 2723, Italië (GENT)
- C. maculatus Böck.: J. Kornas 692, Zambia (GENT)
- C. margaritaceus Vahl:  
P. Goetghebeur 4366, Zuid-Afrika (GENT)  
J. Kornas 686, Zambia (GENT)
- C. mwinilungensis Podl.:  
F. Malaisse 8444, Zaïre (GENT)
- C. natalensis Krausse: C. Reid 550, Zuid-Afrika (GENT)
- C. obtusiflorus Vahl:  
P. Goetghebeur 4427, Zuid-Afrika (GENT)  
C. Reid 714, ibid. (GENT)
- C. papyrus L.: levend materiaal, plantentuin Gent
- C. pilosus Vahl:  
A. Kneucker Cyp. Exs. 245, Filippijnen (GENT)
- C. prolifer Lam.: A. Dhont 5, Madagascari (GENT)  
A. Dhont 41, ibid. (GENT)  
C. Reid 538, Zuid-Afrika (GENT)
- C. pustulatus Vahl:  
K. De Smet 77-44, Bourkina Fasso (GENT)  
F. Malaisse 9516, Zaïre (GENT)  
D. Traore 61, Ivoorkust (GENT)  
R. Viane 909, ibid. (GENT)
- C. reduncus Böck.:  
W. de Wilde c.s. 8860, Ethiopië (GENT)
- C. rotundus L.: J. Arickx 49, Senegal (GENT)  
C. Reid 561, Zuid-Afrika (GENT)  
R. Viane 932, Ivoorkust (GENT)
- C. sensilis Baijnath:  
P. Goetghebeur 4415, Zuid-Afrika (GENT)
- C. sphacelatus Rottb.:  
E. Tijbaert 16, Ivoorkust (GENT)  
R. Viane 1270, ibid. (GENT)

## 8.5. Cyperus

- C. sphaerospermus Schrad.:  
P. Goetghebeur 4426, Zuid-Afrika (GENT)  
C. Reid 576, *ibid.* (GENT)
- C. submicrolepis Kük.: R. Viane 963, Ivoorkust (GENT)
- C. tenax Bock.: J. Kornas 758, Zambia (GENT)  
F. Malaisse 11470, Zaïre (GENT)
- C. tenuiculmis Bock.:  
E. Tjibaert 25, Ivoorkust (GENT)  
C. Vanden Berghen 3518, Senegal (GENT)  
R. Viane 941, Ivoorkust (GENT)
- C. tisserantii Cherm.:  
P. Goetghebeur 4995, Kameroen (GENT)  
A. Leeuwenberg 1958, Ivoorkust (GENT)
- C. usitatus Burch.: J. Kornas 2904, Zambia (GENT)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Enige soorten met merkwaardige bloemgestellen zijn bekend uit dit genus, zoals C. blysmoides C.B. Clarke met een terminale aar zonder involucrale bracteae, opgebouwd uit slechts enkele aartjes, verspreid langs de hoofdas. Bij C. attractocarpus Ridl. vinden we een dicht samengetrokken enkelvoudige aar, vaak zonder involucrale bracteae, soms gereduceerd tot een enkel aartje, wat voor een bijzonder vreemd effect zorgt!
- Ook Cyperus papyrus L. vertoont bij nader toezien een bepaald merkwaardig bloemgestel. Geaxilleerd door elke (relatief korte en brede) involucrale bractea vinden we een groot aantal collaterale zijtakken (MORA 1960: 290-295, fig. 23), elk met een kokervormig profyl aan de basis, de hogere (kleinere) bracteae dragen een kleiner aantal zijtakken, maar al deze zijtakken bezitten een ongeveer even lang gestrekt eerste internodium; een terminale anthela is hier niet ontwikkeld. Elk van de zijtakken draagt een deelbloemgestel omgeven door 4 lange, lijnvormige involucrale bracteae, waarvan de 2-3 hogere elk een laterale aar dragen, een terminale aar is hier niet aanwezig. De laterale aren zijn lang- tot kortgesteeld, met open spiralig geplaatste laterale aartjes én een terminaal aartje. Ook RAYNAL (1971: 597-598, fig. 5-6) had deze afwijkende structuren opgemerkt.
- Het typisch chlorocyperoïde en het typisch eucyperoïde bloemgestel zijn zeer eenvoudig van elkaar te onderscheiden, en als zodanig kunnen ze aanleiding geven tot de erkenning van twee afzonderlijke bloemgesteltypes.



Beide extremen gaan echter via een hele reeks van tussenvormen geleidelijk in elkaar over, van de open anthela met aren van spiralig geplaatste aartjes via de anthela met dichte hoofdjesachtige aggregaten naar de volledig hoofdjesvormig samengetrokken bloemgestellen, en anderzijds via de anthela met verarmde en iets verdichte aren naar de anthela met digitate aren. Ofwel zijn deze tussenvormen werkelijke overgangen tussen de twee types, ofwel zijn uit beide open types door konvergentie gelijkende verdichte aren ontstaan, die we nu niet meer uiteen kunnen halen, tenzij misschien met meer verfijnde technieken (zie fotoatlas!).

- Een merkwaardige soort mag hier niet onvermeld worden gelaten, nl. C. deciduus Böck. Zoals de naam reeds doet vermoeden, is deze soort binnen Cyperus zeer opvallend door zijn als geheel afvallende aartjes. KÜKENTHAL (1936a: 471-473, fig. 52) plaatste deze soort omwille van deze bijzondere artikulatie in zijn subgenus Mariscus als een afzonderlijke sectio Decidui Kük., maar met het besef dat ze afweek van alle bekende Cyperi, en habitueel leek op C. halpan. VORSTER (1978: 348) wijst erop dat binnen de bestudeerde (= Zuidafrikaanse) Marisci deze soort van alle andere afwijkt, en dat ze bovendien een hele reeks primitieve kenmerken bezit. Wanneer we bovendien bemerken dat C. deciduus een eucyperoïde anatomie bezit (DRUYTS-VOETS 1970: 36) en een eucyperoïd bloemgestel, dan wordt het overduidelijk dat deze soort niet in Mariscus thuishoort, maar zoals terecht door HAINES & LYE (1983: 166) is gesteld, in de nabijheid van C. halpan moet worden geplaatst.
- Een uitzonderlijke situatie voor dit genus en de Cype-roideae in het algemeen, is aan te treffen bij C. canus Presl en C. dioicus Johnston, waar de bloemetjes eenslachtig en de planten zelf tweehuizig zijn. Beide soorten horen tot de sectio Vaginati Böck.
- Tenslotte is er nog een groepje soorten, waarvan de stijl niet vertakt is. Hiermee blijken gekorreleerd een aantal merkwaardige (syn)apomorfieën, zoals de gesteelde vruchtvorm, de ene fertiele meeldraad (en twee gereduceerde), de levensvorm (knolgeofyt). Hiertoe behoren C. meeboldii Kük., C. clavinus C.B. Clarke en C. lateriticus J. Raynal. Misschien kan C. podocarpus Böck met zijn gelijkende vruchtvorm en 3 korte stijltakken hierbij worden aangesloten. Al deze soorten vertonen de chlorocyperoïde anatomie en een hoofdjesvormig verdicht bloemgestel, echter met 1-4 stralen bij de laatste soort. KÜKENTHAL (1936a) zag niet klaar in deze groep, want we vinden deze nauw verwante soorten terug in 4 sectiones: Compressi, Dichostylis, Platystachyi en Rupestres. Merkwaardigerwijze gaat het om 4 chlorocyperoïde groepen, die blijkbaar herkenbaar blijven ondanks de met de eucyperoïden convergente bloemgestelbouw.

## B. Embryo:

- Reeds VAN DER VEKEN (1965: 291-292) had gewezen op de variabiliteit binnen Cyperus s.s., waardoor bepaalde sectiones als embryografisch homogeen of heterogeen konden worden beschreven. Een aantal soorten laten zich hier opmerken door hun afwijkend embryotype. Helaas zijn hier ook enige soorten aangetroffen die een insnoering vertonen boven het daardoor vaak (schuin) naar boven gerichte wk, waardoor ze zich bij het Ficinia-type aansluiten.
- PATEL & SHAH (1962: 149) vermelden het voorkomen van 2 of meer ovula in een enkel ovarium, elk ovulum met een afzonderlijk nucellusweefsel en eigen integumenten. Wat met de supplementaire ovula gebeurt tijdens en na de bevruchting wordt niet meegedeeld.
- Ook hier komt C. deciduus weer even opduiken. In tegenstelling tot het embryo van de meeste Cyperi, is dit hier weinig gedifferentieerd, zonder kam in het koleoptiel, zonder b2, en met een vrij brede ks. Daardoor lijkt dit embryo goed op dat van C. halpan, een soort die ook habituele affiniteiten vertoont.

## C. Vegetatieve anatomie:

- In de studie van RIKLI (1895: 563, 568) zijn meerdere storende fouten geslopen, o.a. in de lijsten van chlorocyperoïde en eucycperoïde planten, misschien veroorzaakt door het gebruik van foutief gedetermineerd materiaal (referentiespecimens zijn niet aangegeven). In tegenstelling tot wat deze auteur beweert, behoort C. eragrostis tot de eucycperoïde groep, C. longus en C. pungens (= C. conglomeratus Böck.) tot de chlorocyperoïde.
- Vermeldenswaard is ook de opmerking van DRUYTS-VOETS (1970: 41) dat de interpretatie van stengel- en bladdoorsneden een verschillend resultaat kan geven (hoewel blijkbaar zelden), zoals bij C. baikiei C.B. Clarke, met chlorocyperoïde bladeren en eucycperoïde stengels. Opnieuw een kritische noot: bij de bepaling van chlorocyperoïde of eucycperoïde anatomie heeft deze auteur gebruik gemaakt van de al of niet radiale ligging van chlorenchymcellen rond de vaatbundels. Dit is eigenlijk slechts een deel van het verschil. Op zijn minst even essentieel is de aan- of afwezigheid van de binnenste chlorenchymschede rond de vaatbundel, en uit haar figuren van de bewuste "eucycperoïde" stengeldoorsnede blijkt de aanwezigheid van een rij grote parenchymcellen binnen de sklerenchymschede. Alhoewel we niets vernemen over de kleur van deze parenchymcellen, wijzen hun afmetingen duidelijk in de chlorocyperoïde richting!

## 4. Bespreking

Uit deze uitvoerige behandeling blijkt dat zelfs dit sterk gedecimeerde genus Cyperus s.s. nog voldoende heterogeen is om de erkenning van subgenera toe te laten, i.c. Choristachys C.B. Clarke en Pycnostachys C.B. Clarke, of Chlorocyperus (Rikli) Cherm. en Cyperus. Deze taxa stellen echter waarschijnlijk geen monofyletische maar parafyletische groepen voor, en hun relatie tot bvb. de eucyperoïden Anosporum, Galilea, Sorostachys en de chlorocyperoïden Ascopholis, Juncellus, Mariscus, Monandrus en Torulinium is niet met zekerheid te bepalen doordat opnieuw een aantal kenmerken niet volledig gekorreleerd zijn, en elkaar bij diverse kritische groepen tegenspreken.

Persoonlijk ben ik geneigd om bestaansrecht toe te kennen aan de subgenera Cyperus en Chlorocyperus; hun parafyletisch karakter is voor mij geen bezwaar, net zomin als dat van het genus Cyperus zelf. Hier wil ik nog even benadrukken dat het om een vermoeden gaat, een gefundeerd oordeel over de kwaliteiten van deze subgenera is pas mogelijk na het verwerven van een grondige kennis van een groot aantal soorten en van een inzicht in de relaties tussen de tot nu toe erkende sectiones, en momenteel bezit ik geen van beide.

Voor een evaluatie van de vermelde afgesplitste taxa wordt naar de bespreking onder de opgesomde namen verwezen.



## 8.5b. Anosporum Nees

---

### 1. Taxonomie

Type: A. monocephalum (Roxb.) Nees, nom. illeg. (= A. cephalotes (Vahl) Kurz)

Zoals met grote waarschijnlijkheid voor die auteur kan worden voorspeld, is dit genus monotypisch opgericht, gebaseerd op Cyperus monocephalus Roxb., die van Cyperus s.l. wat afweek door zijn bijzondere habitus en een opvallend morfologisch kenmerk, i.c. het vruchtje met sterk ontwikkeld kurkweefsel. Diverse andere auteurs beschreven, onwetend van Nees' genus, deze opvallende soort opnieuw in hun monotypische genera Hydroschoenus Zoll. & Mor. en Trentepohlia Böck. Een tweede soort, A. pectinatus (Vahl) Lye, heeft als type gediend voor een genus Atomostylis Steudel, meteen met twee soorten beschreven, die echter beide tot de synonymie van A. pectinatus moeten worden gerekend.

Enkele andere Cyperus- en zelfs een Scirpus (s.l.)-soort met gelijkende vruchtbouw werden later in Anosporum s.l. verzameld (BöCKELER 1869: 24), zodat BENTHAM (1881a: 364) kon schrijven: "a supposed genus compounded of three Cyperi and a Scirpus". KÜKENTHAL (1936a: 289) zuiverde dit taxon weer uit, en beperkte het tot een groepje van drie inderdaad verwante soorten, maar binnen zijn Cyperus s.l. als een sectio Anosporum (Nees) C.B. Clarke. Een andere soort, C. platystylis R.Br. werd in een sectio Pseudanosporum C.B. Clarke geplaatst (KÜKENTHAL 1936a: 185), terwijl A. cubense (Poepig & Kunth) Böck. in Scirpus s.l. werd teruggezet (KÜKENTHAL 1936a: 289). Deze laatste soort is nu -door het recent veralgemeend opsplitsen van Scirpus- in zijn eigen genus Oxycaryum terechtgekomen.

Door de hernieuwde recente trend naar opsplitsing van Cyperus s.l. komen veel oudere, vergeten genus- of sectio-namen weer in de belangstelling, waaronder Anosporum. Omwille van de bijzondere oekologie, het dicht samengetrokken bloemgestel met grote aartjes, de niet of zeer kort vertakte stijl en de kurkachtig verdikte vruchtbasis besloot LYE (1981b: 186-189) om dit taxon opnieuw van Cyperus te onderscheiden en als genus te rehabiliteren, met als inhoud de drie soorten die KÜKENTHAL (l.c.) in zijn sectio Anosporum had ondergebracht.

## 2. Gegevens per soort

1) Anosporum cephalotes (Vahl) Kurz

## A. Bloemgestel:

- Hoofd- en zijassen zijn vertakt volgens een zeer dicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld; de laagste bractea staat vaak min of meer opgericht in het verlengde van de stengel.
- De aartjes zijn opgebouwd uit een aantal distich geplaatste glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden zonder glumellae en een trimeer gynoecium met blijvende stijl en zeer korte stijltakken en bij rijpheid kurkachtig verdikte voet.

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: nog niet bestudeerd.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- J.D. Hooker & T.Thomson s.n., India (BR)
- Wallich 3441, ibid. (BR)

2) Anosporum colymbetes (Kotschy & Peyr.) Böck.

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij A. cephalotus, maar het bloemgestel staat duidelijker pseudolateraal. Niet zelden is het laagste zij-aartje "vervangen" door een vegetatieve zijstengel (die ev. zelf weer een bloemgestel draagt).

Besluit: Cyperus-type.

## B. Embryo: nog niet bestudeerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1937: 78).
- DRUYTS-VOETS (1970: 36, sub Cyperus).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- E. Milne-Redhead & P. Taylor 7052, Tanzania (BR)
- H. Perrier de la Bâthie 17303, Madagascar (BR)
- E.A. Robinson 1662, Zambia (BR)
- D. van der Ben 1021, Zaire (BR)

3) Anosporum pectinatus (Vahl) Lye

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij A. colymbetes, maar soms voorzien van een gesteeld laagste aartje (LYE 1981b: fig. 3C); de drie stijltakjes zijn hier ook vaak goed waarneembaar, hoewel deze soort -onder andere namen- als type heeft gediend voor het genus Atomostylis Steudel ("de niet-vertakte stijl") (cf. LYE 1971b: 282, sub Cyperus nudicaulis Poiret).

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: fig. 30E, sub Cyperus nudicaulis Poir.)

- De omtrek is obovaal met ingebogen flanken en een subumbonaat kotyl.
- Sagittaal: - b1 is goed en b2 weinig ontwikkeld, basaal gericht;  
- wk is zwak ontwikkeld, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, basaal waarneembaar, // b1.

Besluit: Cyperus-type, matig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1937: 77, sub Cyperus nudicaulis Poir.).
- DRUYTS-VOETS (1970: 36, sub id.).
- CLAVERIE, cit. in METCALFE (1971: 212, 216, sub id.).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- P. Auquier 2354, 2355 & 3254, Rwanda (GENT)
- G. Bouxin & M. Radoux 868, ibid. (GENT)
- Christiaensen 1532, ibid. (GENT)
- M. Reekmans 3559, Burundi (GENT)



## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- In een duidelijk, historisch overzicht worden door CLARKE (1884: 25-28) de problemen rond Anosporum geschetst. Daaruit blijkt dat vooral de betwiste natuur van de uitgegroeide en verkurkte lagen rond het vruchtje aanleiding heeft gegeven tot verschillende interpretaties van de systematische positie van de plant. Bijgevolg wordt een nauwkeurige analyse gegeven van het ontstaan ervan, en de meest waarschijnlijke en nu algemeen aanvaarde opvatting, nl. een bijzonder gevormde vruchtwand, wordt daar geformuleerd, later overgenomen door CHERMEZON (1924: 851, fig. 3). Tevens wordt gewezen op de grote verschillen met Cyperus platystylis R.Br., die soms - maar ten onrechte - in Anosporum is opgenomen. Deze soort wordt nu sinds CLARKE (1884: 117) en KÜKENTHAL (1936a: 185) in Cyperus sectio Pseudanosporum C.B. Clarke gezet.
- BÖCKELER (1869) verdedigt, net zoals NEES (1834a: 287) de stelling dat zich rond het vruchtje van Anosporum een perigynium ontwikkelt, bestaande uit 3 vergroeide kafjes, zonder zich om enige verklaring van dit plotse verschijnen zorgen te maken. Voordien reeds had BÖCKELER (1858) een genus Trentepohlia beschreven, gebaseerd op een exemplaar van Anosporum cephalotes, en inderdaad in de tribus Ficinieae geplaatst, een tribus toen gekenmerkt door een opvallend goed ontwikkeld "perigynium".
- Ook PFEIFFER (1921a: 35) heeft zich door de verdikte voet ("gynofoor") van het vruchtje laten verleiden om een Javaans exemplaar van A. cephalotes in Ficinia op te nemen, als F. foliaceobracteata Pfeiff.

## B. Embryo:

- De bijzonder gevormde omtrek van het embryo bij A. pectinatus is toe te schrijven aan het relatief smalle kottyl; hierdoor is dit embryo voor Cyperus s.l. ongewoon en voor zover bekend zelfs uniek, hoewel men niet kan spreken van een sterke afwijking.

## C. Anatomie: —

#### 4. Bespreking

De onzekerheid rond de interpretatie van het kurkweefsel is nu wel opgeklaard, waardoor aan de plaats van Anosporum in de onmiddellijke nabijheid van Cyperus niet meer kan worden getwijfeld.

De aanwezigheid van een aantal bijzondere eigenschappen, vooral i.v.m. de vruchtbouw, zorgden ervoor dat deze groep van soorten reeds vroeg en herhaalde keren als een afzonderlijk genus is beschreven. Later, met de gekende brede opvatting van Cyperus, is Anosporum als sectio of subgenus hierin opgenomen. Nu de recente opsplitsing van Scirpus s.l. steeds meer wordt aanvaard, worden ook pogingen ondernomen om ook uit Cyperus s.l. kleine, homogene brokjes, al of niet voorzien van een oude en vergeten genusnaam, te isoleren.

Tot nu toe hebben deze pogingen weinig navolging gekend. Vooreerst zijn ze eerder recent ondernomen en verder vindt men niet die combinatie van overduidelijke argumenten die van bij Scirpus s.l. zijn bekend (embryografie, anatomie, fysiologie).

Bij mij bestaat de neiging om deze genera krediet te verlenen, ondanks het gebrek aan de 'klassieke' zwaarwegende argumenten, zoals ze bij veel andere afsplitsingen worden toegepast. Het lijkt me best mogelijk, dat het evolutieve uiteenwaai-eren van Cyperus s.l. zich langs andere dan de gewoonlijk aanvaarde wegen manifesteert; konkreet kan dit betekenen, dat nieuwe zwaarwegende argumenten moeten worden gebruikt, enkel geldend voor deze groep (en ev. andere?), en het probleem is dan geworden om ze als zodanig te herkennen. Voor de Cypereae is dit besef nog niet algemeen doorgedrongen, vandaar het slechts aarzelend aanvaarden van de afsplitsingsprodukten uit Cyperus s.l.

Zoals Anosporum nu wordt omschreven, lijkt het een homogeen groepje, waarvoor een taxonomische erkenning aanvaardbaar is. Het probleem spitst zich als zo vaak toe op de vraag naar het niveau dat aan dit taxon moet worden toegekend, en voorlopig wordt hier een infragenerische rang gesuggereerd, als subgenus Anosporum (Nees) C.B. Clarke.

## 8.5c. Sorostachys Steudel

---

### 1. Taxonomie

Type: S. kyllingioides Steudel, nom. illeg. (= S. pulchellus (R.Br.) Lye)

Na zijn oprichting is dit genus bijna nooit meer als zodanig opgenomen, maar is spoedig geïdentificeerd als Cyperus leucocephalus Retzius s.l., een reeds lang bekende en in de Palaeotropis verspreide plant.

Recent heeft LYE (1981b: 189-190) gewezen op de verschillen tussen Sorostachys en Cyperus s.s., die -afhankelijk van de al of niet bereidheid om Cyperus s.l. op te splitsen- kan leiden tot resp. de herwaardering van Sorostachys als genus, of een erkenning als een infragenerisch taxon binnen Cyperus s.l. Diezelfde auteur (l.c.) heeft daarenboven S. leucocephalus (Retzius) Lye als exclusief Aziatische soort van de palaeotropische S. pulchellus (R.Br.) Lye kunnen onderscheiden.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Sorostachys pulchellus (R.Br.) Lye

##### A. Bloemgestel: (\*A)

- Hoofdas en zijassen zijn vertakt volgens een zeer dicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn wellicht overal aanwezig en goed ontwikkeld.
- Een aartje is opgebouwd uit een groot aantal distich geplaatste glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 1 laterale meeldraad en een trimeer gynoeceum, zonder blijvende stijlbasis.

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1964: 80, sub Cyperus leucocephalus Retz.)

- Onder deze naam, zonder vermelding van het bestudeerde specimen, heeft VAN DER VEKEN (l.c.) wellicht deze soort bestudeerd; het embryo wordt vergeleken met dat van C. tenerrimus Presl, een soort uit de sectio Leucocephali Chermeson (verwantschap?), waarvoor een goed ontwikkeld embryo van het Cyperus-type wordt vermeld.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- DRUYTS-VOETS (1970: 35, sub Cyperus).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- K. De Smet 77-23, Bourkina Fasso (GENT)
- Espirito Santo 2749, Guiné-Bissau (BR)

### 3. Bespreking

Hier kan grotendeels worden herhaald wat onder Anosporum (genus 8.5b.) als argumentatie pro is aangehaald. De plaatsing bij Cyperus is zeer waarschijnlijk, het 'genus' bezit enkele bijzondere eigenschappen, die gekombineerd de samenstellende soorten doen verschillen van Cyperus s.s., i.c. het hoofdjesachtig samengetrokken bloemgestel met de bijzonder sierlijk gebouwde aartjes, de bij rijpheid teruggeslagen bracteae. Deze kenmerken doen wel even denken aan Kyllingiella, maar de verwantschapsband hiermee moet nog worden aangetoond. Over de waarde als genus kan worden gediscussieerd, meer hierover is vermeld onder de Anosporum-bespreking. Analooq met de evaluatie van dit laatste genus, wordt ook hier een infragenerische rang voorgesteld, als subgenus Sorostachys (Steud.) Lye.

## 8.5d. Galilea Parl.

---

### 1. Taxonomie

Type: G. mucronata (L.) Parl.

Zoals bij Anosporum, Sorostachys, Monandrus, etc. gaat het opnieuw om een groepje planten die meestal in Cyperus s.l. worden ingesloten, maar zich toch in deze omgeving laten onderscheiden op grond van een aantal gekorreleerde kenmerken.

Bij DUVAL-JOUVE (1872: 344-345) en KÜKENTHAL (1936a: 267-268) kunnen we uit de bespreking van G. mucronata afleiden dat deze soort in 6 (zes) genera werd geplaatst en tenminste 7 (zeven) soortsepitheta heeft gekend, op verschillende manieren gekombineerd met de soortnaam. De problemen, veroorzaakt door Bobartia L. en Bobartella Gaertn., worden uiteengezet en opgelost in resp. deel 9C en deel 9B. Bij HOOPER (1977: 98) wordt ook even ingegaan op deze nomenklatuurkwestie.

Dit taxon is vrijwel altijd, indien niet als genus (zelden!), dan als sectio onderscheiden binnen Cyperus s.l.; deze eensgezindheid wijst m.i. op het goed herkenbare karakter ervan.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Galilea mucronata (L.) Parl.

##### A. Bloemgestel:

- Hoofd- en ev. zijassen vertakken volgens een vrij dicht NVP; de bracteae zijn open, profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld.
- De talrijke aartjes zijn opgebouwd uit 6-10 distiche glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden zonder glumellae en een trimeer gynoeceium.

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: nog niet bestudeerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- DUVAL-JOUE (1874), cit. in METCALFE (1971: 211).
- RIKLI (1895: 564, sub Chlorocyperus aegyptiacus).
- PALLA (1889: 295).
- PALLA (1905a: 323).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- R. Bosmans 82-1, Algerië (GENT)
- J. Lewalle 7529, Marokko (GENT)
- Todaro 1049, Sicilië (GENT)

2) Galilea arenaria (Retz.) Goetgh., comb. nov. provis.

A. Bloemgestel:

- Zoals bij G. mucronata, maar soms is van 1-2 laterale aren het eerste internodium gestrekt, en de laagste bractea is meestal opgericht, waardoor het bloemgestel pseudolateraal staat.

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: nog niet bestudeerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- D'ALMEIDA & RAMASWAMY (1948) cit. in METCALFE (1971: 213-214, sub Cyperus).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Rottler s.n., India (BR)
- Thwaites 1868, Sri Lanka (BR)

3) Galilea conglomerata (Rottb.) Goetgh., comb. nov. provis.

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij G. arenaria, maar aartjes met meer glumae (8-16).

Besluit: Cyperus-type.

## B. Embryo: nog niet bestudeerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1937: 107, sub Cyperus).
- DRUYTS-VOETS (1970: 35, sub id.).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J. Léonard 5602 & 5741, Iran (GENT)
- P. Van der Veken 12157, Algerië (GENT)

4) Galilea crassipes (Vahl) Goetgh., comb. nov. provis.

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij G. conglomerata, maar van de laagste zijaren is het eerste internodium maar zelden gestrekt, zodat deze planten vaak een hoofdjesachtig bloemgestel vertonen.

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: fig. 30Y, sub Cyperus maritimus Poiret)

- De omtrek is iets asymmetrisch obovaat, met ingebogen flanken en umbonaat kotyl.
- Sagittaal: - b1 is goed en b2 niet ontwikkeld, basaal gericht;  
                  - wk is goed ontwikkeld, ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is subbasaal waarneembaar, door de vrij sterk asymmetrische ontwikkeling van het coleoptiel, // b1.

Besluit: Cyperus-type, matig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1937: 106, sub Cyperus maritimus Poir.).
- DRUYTS-VOETS (1970: 35, sub id.).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- P. Goetghebeur 4393, Zuid-Afrika (GENT)
- A. Leeuwenberg 3133, Ivoorkust (GENT)
- Q. Vyvey 118, Gambia (GENT)



### 3. Bespreking

Sinds de beschrijving als Schoenus mucronatus L. van een soort uit dit genus is al een lange weg afgelegd. De nauwe verwantschap met Cyperus is reeds lang erkend en wordt bevestigd door het bloemgestel-, het embryo- en het anatomietype.

Klassiek worden deze soorten in subgenus Pycnostachys C.B. Clarke geplaatst, door KÜKENTHAL (1936a: 267) als een sectio Bobartia (L.) C.B. Clarke. Door haar chlorocyperoïde natuur wijkt ze echter duidelijk af van de meerderheid in deze 'groep', net zoals diverse andere sectiones (zie DRUYTS-VOETS 1970: 38). Er bestaat dus m.i. een sterk vermoeden dat die bepaalde elementen uit deze 'groep' zeer nauwkeurig moeten worden bestudeerd, en meer dan waarschijnlijk niet korrekt zijn geplaatst.

Galilea is herkenbaar binnen Cyperus door de volgende combinatie van kenmerken: 1) de dicht hoofdjesvormig samengetrokken bloemgestellen (soms met secundaire hoofdjes), 2) de dikke min of meer rolronde aartjes, 3) de glumae met afgeronde rug, 4) de vruchtjes met concave adaxiale zijde, 5) het zijn stuk voor stuk uitgesproken psammofyten met een stevig rizoom.

Opnieuw, als groep zijn deze soorten eenvoudig te herkennen, en noch de identiteit, noch de samenstelling van de sectio is ernstig betwist. Indien men bijgevolg een (zeer) eng genusbegrip toepast, kan Galilea zonder bezwaar -voorlopig- als afzonderlijk genus naast Cyperus worden geplaatst. Tenslotte, wat zijn de criteria om een dergelijk taxon nu als sectio, dan als genus te beschouwen? Het lijkt me verantwoord om uit een reuzegenus als Cyperus kleine eenheden af te splitsen, mits aan de belangrijke voorwaarde van homogeniteit en monofyletisch karakter is voldaan.

Zoals reeds herhaaldelijk geschetst, is de situatie bij Scirpus s.l. veel eenvoudiger dan bij Cyperus s.l., omdat hier de mooie korrelatie tussen makromorfologie, embryobouw, bladanaatomie en fysiologie ontbreekt. Op grond van de vermelde morfologische kenmerken alleen zullen niet veel auteurs geneigd zijn om de generische zelfstandigheid van Galilea te erkennen, ook hier verkies is om dit taxon infragenerisch binnen Cyperus te houden, op een later te kiezen niveau (subgenus?).



## 8.5e. Juncellus (Griseb.) C.B. Clarke

---

### 1. Taxonomie

Type: J. laevigatus (L.) C.B. Clarke (lectotypifikatie door ?)

Een klein aantal soorten uit Cyperus s.l. zijn door CLARKE (1884: 33) eerst tot subgenus en daarna (1894a: 594) tot genus verhoogd in rang. Van de 'typische' Cyperus-soorten wijken ze af door hun dimeer en dorsiventraal samengedrukt vruchtje, en nog een aantal minder absolute kenmerken, zoals pseudolateraal bloemgestel, dikke gekromde aartjes,...

Tot op het genusniveau zijn slechts weinig auteurs gevolgd, o.a. PODLECH (1960: 28), en ook in de huidige afsplitsende konstellatie is meer dan enige aarzeling waar te nemen i.v.m. Juncellus als genus. Deze aarzelende houding vindt zijn oorsprong in het bekende feit dat diverse soorten die tot de Cyperus-kern behoren af en toe tot zeer regelmatig "vormen" leveren met dimere, dorsiventraal afgeplatte vruchtjes, zoals C. alopecuroides Rottb., C. michelianus (L.) Link, C. pustulatus Vahl (CHERMEZON 1919a: 62, in obs.). De mogelijkheid van parallelle evolutie vanuit diverse niet nauw verwante Cyperus-soorten naar de dimere Juncellus-situatie is niet uit te sluiten (TURRILL 1922: 123). Ook KERN (1952: 103) laat zich in deze zin uit, meer expliciet zelfs, want Juncellus "is still more artificial than Pycneus". Tenslotte geeft KÜKENTHAL (1935: 36) zelf het polyfyletisch ontstaan toe, met zeer concreet de relaties tussen de sectiones van Cyperus en Juncellus, en als evaluatie van Juncellus dit: "durch mancherlei Uebergangs- oder dreinarbige Rückslagsformen mit Eucyperus verbunden".

Verwarring met Pycneus komt niet zelden voor, maar aangezien de dimerisatie van het gynoeceium in beide genera duidelijk anders is verlopen (zie deel 2C3c), is het onderscheid zeer eenvoudig te maken.

Uit dit al zo kleine groepje zijn door de supersplitsende PALLA (1905b: 2555, 2557) twee nieuwe genera, resp. Duvaljouvea en Acorellus afgesplitst, omwille van enige anatomische verschillen (o.c.: 2519). Deze verschillen waren bij Scirpus valabel gebleken bij het onderscheiden van genera, omdat ze met een aantal andere en belangrijke verschillen gekorreleerd waren. Bij Juncellus ligt de situatie duidelijk anders, en de oprichting van genera op dergelijke zwakke grond is hier niet verantwoord. De vermelde genera worden bijgevolg als synoniemen beschouwd van de resp. sectiones Serotini Kük. en Laevigati Kük. Volledigheidshalve moet nog even worden vermeld dat Duvaljouvea enige jaren voordien reeds als nom. nud. was gepubliceerd in begeleidende exsiccatanota's.

## 2. Gegevens per soort

1) Juncellus laevigatus (L.) C.B. Clarke

## A. Bloemgestel:

- De hoofdas vertakt alleen volgens een dicht NVP; de bracteae op de korte rachis hebben geen gesloten bladschede, de profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld; de laagste bractea is stengelachtig en staat in het verlengde van de stengel.
- De aartjes zijn opgebouwd uit een groot aantal distiche glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden zonder glumellae, en een dimeer dorsiventraal afgeplat gynoecium.

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: fig. 31B, sub Cyperus)

- De omtrek is obtrullaat tot ellipsvormig met ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed en b2 matig ontwikkeld, basaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, subbasaal waarneembaar door de asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, // b1.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PALLA (1905b: 2558, sub Acorellus).
- CHERMEZON (1937: 107-108, sub Cyperus).
- DRUYTS-VOETS (1970: 36, 44, fig. 9, sub Cyperus).
- METCALFE (1971: 316-319, fig. 42 p.p.).
- GOVINDARAJALU (1974: 242-244, fig. 3, sub Cyperus).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J.Léonard 5587, Iran (GENT)
- J. Lewalle 3920, Burundi (GENT)

2) Juncellus pannonicus (Jacq.) C.B. Clarke

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij J. laevigatus.

Besluit: Cyperus-type.

## B. Embryo: nog niet bestudeerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PALLA (1905b: 2557, sub Acorellus).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Juratzka s.n., Hongarije (GENT)

3) Juncellus serotinus (Rottb.) C.B. Clarke

## A. Bloemgestel:

- Hoofd- en zijassen zijn vertakt volgens een min of meer open NVP, met open bracteae en goed ontwikkelde profyllen; het laagste internodium van de zijassen is gestrekt.
- Een aartje is opgebouwd uit een aantal distiche glumae, elk met een 2sl bloemetje (zoals bij J. laevigatus).

Besluit: Cyperus-type.

## B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: fig. 31A)

- Zoals bij J. laevigatus, maar de omtrek is duidelijker obtrullaat, en het kotyl is spitser.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- DUVAL-JOUE (1874), cit. in METCALFE (1971: 320).
- PALLA (1905b: 2556, sub Duvaljouvea).
- METCALFE (1971: 316-319, fig. 42 p.p.).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- P. von Morandell s.n., Hongarije (GENT)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- CHERMEZON (1931b: 19) en KÜKENTHAL (1936a: 162) beschrijven van Cyperus pustulatus Vahl vormen met uitsluiten dimere, lensvormige vruchtjes, met trimere, driekantige vruchtjes en tenslotte ook planten met bloemgestellen waarin beide vruchttypes voorkomen, waardoor ze deze soort (met zijn verwanten) als een overgangsvorm tussen Cyperus en Juncellus beschouwen.

## B. Embryo:

- VAN DER VEKEN (1964: 84-85) kon embryografisch geen opvallende verschillen met Cyperus aantonen. Wel wordt vermeld de massieve, overgebogen grote koleoptiellip en de quasi afwezigheid van de inwendige koleoptielkam. Deze kenmerken komen echter ook voor bij Pycneus, wat erop kan wijzen dat die gebonden zijn aan de dimerisatie van het ovarium.

## C. Vegetatieve anatomie:

- GOVINDARAJALU (1974: 237, 240-245, fig. 1C) beschrijft de vaatbundel van diverse Juncellus-soorten met een dubbele schede, waarvan de binnenste sklerenchymatisch en de buitenste parenchymatisch is. Dit geeft de indruk van een eucyperoïde anatomie, indien de bijgevoegde figuur niet de fout zou aantonen: de buitenste parenchymband wordt eigenlijk gevormd door radiaal gerangschikte sponsparenchymcellen, de inwendige chlorofylhoudende parenchymlaag (DRUYTS-VOETS 1970: fig. 9) is hier blijkbaar niet als zodanig herkend...

## 4. Bespreking

Op grond van een enkel kenmerk (het dorsiventraal afgeplatte dimeer gynoecium) worden deze soorten van Cyperus s.l. onderscheiden, weliswaar -in sommige gevallen- versterkt door enige habituele verschillen, die dus niet altijd opgaan. Verder zijn nog semofyletische overgangsvormen bekend, waarvan C. alopecuroides Rottb. en C. pustulatus Vahl de bekendste zijn: het vruchtje kan driekantig tot dorsiventraal afgeplat zijn, wisselend van plant tot plant, soms variabel binnen hetzelfde bloemgestel.

Het ziet er dus naar uit dat Juncellus s.l. een polyfyletisch aggregaat is: dit bepaalde dimerisatietype van het gynoecium zou herhaalde malen onafhankelijk zijn opgetreden, waarvoor aanwijzingen bestaan in het ongewoon verspreide voorkomen van "Juncellus"-soorten, en verder in de duidelijke affiniteiten van de gekombineerde soorten met verschillende Cyperus-secties, zoals aangegeven in KÜKENTHAL (1936a: 36). Eventueel kan worden overwogen om Juncellus nog als sectio binnen Cyperus te behouden, beperkt tot de typesoort en enkele nauwe verwanten; de niet nauw verwante soorten moeten in hun resp. Cyperus-sectio worden teruggebracht.





## 8.6. Courtoisina Sojak

---

### 1. Taxonomie

Type: C. cyperoides (Roxb.) Sojak

Net als diverse andere afsplitsingsprodukten uit Cyperus s.l. is dit kleine genus recent weer in de belangstelling gekomen na een lange periode van opsluiting in dat grote onoverzichtelijke genus. Toch is dit taxon zelden echt vergeten, en altijd hebben wel enkele auteurs het als een afzonderlijk genus erkend (BENTHAM 1877a: 508 & 1881b: fig. 3; CLARKE 1909: t. 32; CHERMEZON 1919a: 62-63), meestal als een nauwe verwant van Mariscus.

Met KÜKENTHAL (1936a: 495-496) echter wordt de situatie van Courtoisina verduisterd. Deze auteur voegt nl. drie niet zeer nauw verwante taxa samen tot een heterogeen geheel, Cyperus sectio Aristati Kunth s.l., waarin opgenomen 1) Monandrus Vorster (sectio Aristati s.s.), 2) Queenslandiella Domin én 3) Courtoisina. Deze heterogeniteit is duidelijk aan het licht gebracht door de embryografische studies van VAN DER VEKEN (1965: 296-298) en verder ook door een herbeschouwen van de anatomietypes die deze taxa vertonen (RAYNAL 1973: pl. 8).

Helaas is recent gebleken dat voor dit interessante genus oorspronkelijk en dus ook weer recent een naam is gebruikt, Courtoisia Nees, die eigenlijk een jonger homonym is van Courtoisia Marchand (Lichenes). SOJAK (1979: 193) en wat later RAUSCHERT (1982: 559) hebben gemeend deze situatie te moeten rechtzetten door het publiceren, op zeer onkritische wijze, van de nieuwe generische namen en bijhorende nieuwe combinaties in resp. Courtoisina Sojak, en Pseudomariscus Rauschert, nom. illeg. Wegens het scheppen van overbodige namen en combinaties is tegen deze wijze van publiceren -terecht- duidelijk geprotesteerd door WILSON (1983a: 644). Er blijkt nu dat zelfs nog een andere vervanging was voorgesteld, Indocourtoisia Raizada & Bennet, nom. illeg. ná Courtoisina, maar vóór Pseudomariscus (RAIZADA & BENNET 1981). Blijkbaar is er een duidelijke behoefte om dit taxon generisch te erkennen en bijgevolg wordt ijverig naar een legitieme naam uitgekeken.

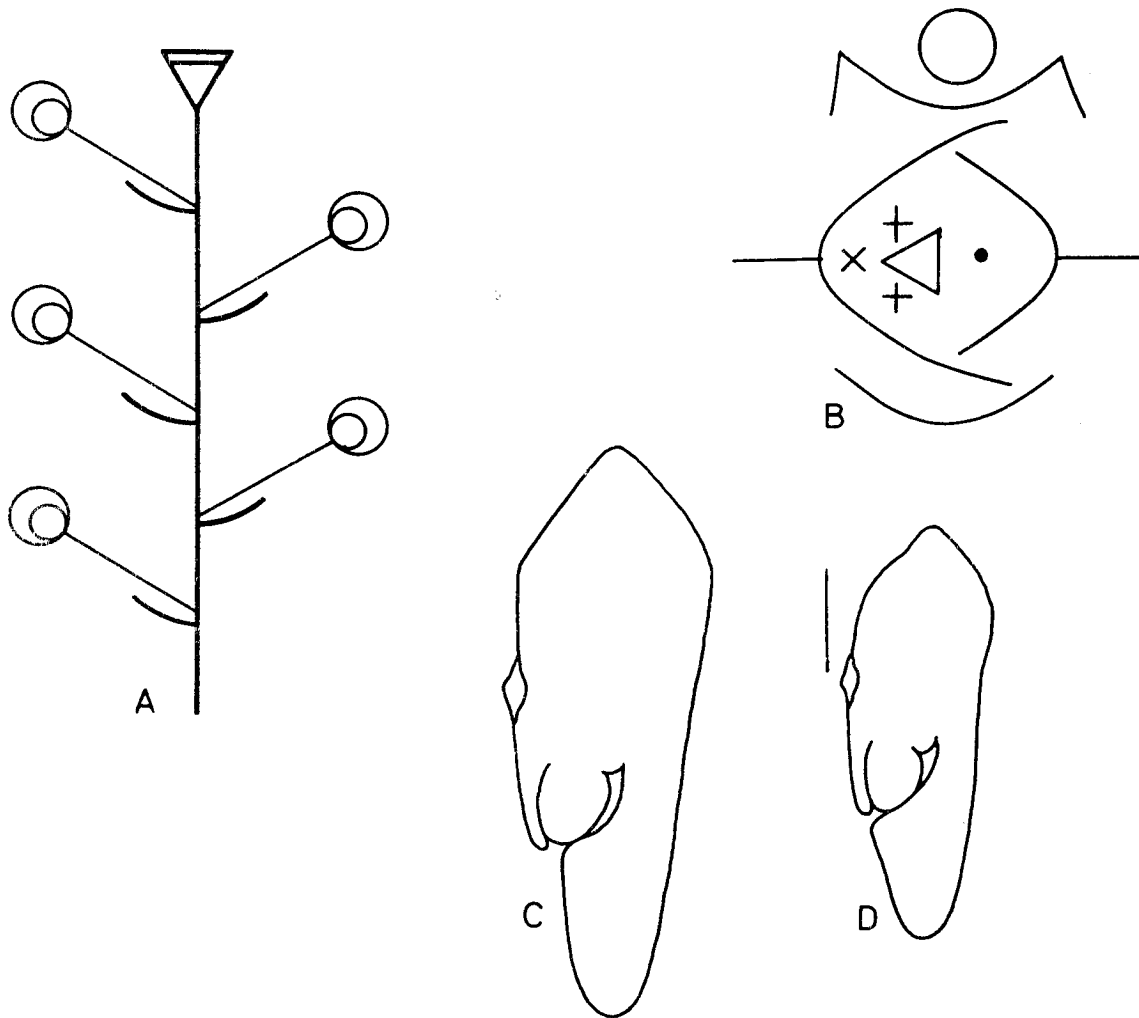


FIG. 8.8.3

*Courtoisina cyperoides* (L.) Sojak -A: bloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. (A-B: Coppejans 693, GENT; C: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 32E).

*C. assimilis* (Steud.) Goetgh., comb. nov. provis. -D: embryo, sagittaal. (D: o.c.: fig. 32D).

## 2. Gegevens per soort

1) Courtoisina assimilis (Steud.) Goetgh., comb. nov. provis.

## A. Bloemgestel:

- De hoofdas vertakt volgens een zeer dicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, de profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld.
- De zijassen herhalen het patroon van de hoofdas, maar hun eerste internodium is min of meer gestrekt van hoog naar laag en van hogere naar lagere orde.
- Het -als geheel afvallend- aartje is opgebouwd uit 4(-12) distiche glumae (met een kenmerkende mucro), lateraal afgeplat, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden zonder glumellae, die een trimeer gynoecium omringen.

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 296-298, fig. 32D, sub Cyperus) (FIG. 8.8.3)

- De omtrek is langwerpig obtrullaat.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed en b2 matig ontwikkeld, basaal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig tot smal ellipsvormig, subbasaal tot sublateraal waarneembaar door de zeer sterk asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, // b1.

Besluit: Cyperus-type, zeer goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).
- VORSTER (1978: 78-80, fig. 3.34).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- G. Bouxin & M. Radoux 250, Rwanda (GENT)
- P. Van der Veken 9037 & 9073, ibid. (GENT)

2) Courtoisina cyperoides (Roxb.) Sojak

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.8.3)(\*A)

- Zoals bij C. assimilis, maar de aartjes bezitten slechts 2 glumae en meestal slechts 1 goed ontwikkeld 2sl bloemetje, in de oksel van de laagste gluma.

Besluit: Cyperus-type, met gespecialiseerd aartje.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 296-298, fig. 32E, sub Cyperus) (FIG. 8.8.3)

- Zoals bij C. assimilis.

Besluit: Cyperus-type, zeer goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 568-569).
- PFEIFFER (1927a: 121).
- CHERMEZON (1937: 41).
- DRUYTS-VOETS (1970: 44, fig. 10C).
- METCALFE (1971: 180-181).
- VORSTER (1978: 356).

Besluit: eucyperoïde anatomie (zie echter Aanvullende gegevens!)

## D. Bestudeerd materiaal:

- J.P. Boulanger 1466, Thailand (BR)
- E. Coppejans 693, Namibië (GENT)
- F. Malaisse & P. Goetghebeur 161 & 361, Zaïre (GENT)
- D. Somona 70, ibid. (GENT)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Bijzondere kenmerken voor dit genus zijn 1) de gekielde en zelfs gevleugelde, lateraal samengedrukte glumae, en 2) het als geheel afvallende aartje, zoals bij Mariscus. CHERMEZON (1919a: 62-63) had dit verschil met Cyperus reeds opgemerkt, en stelde dat Courtoisina eigenlijk in weinig opzichten van Mariscus verschilde; daarbij werd echter het zeer belangrijk anatomisch verschil over het hoofd gezien. Later zijn daar nog de fysiologische en embryografische verschillen bijgekomen.
- BENTHAM (1881b) geeft een schematisch bovenzicht van een C. cyperoides-aartje, waarbij het vruchtje met de voorste rib noch naar het eerste, noch naar de tweede gluma is gekeerd, maar net tussenin staat. Dit is duidelijk een verkeerde voorstelling van de situatie; naar eigen waarnemingen is deze rib altijd naar de laagste gluma gericht. Ook de rachilla top ontbreekt op de geciteerde figuur, hoewel deze nochtans meestal duidelijk waarneembaar is (FIG. 8.8.3).

#### B. Embryo:

- Binnen de groep embryo's van het Cyperus-type zijn deze twee onmiddellijk herkenbaar aan de zeer sterk asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, die nergens wordt geëvenaard. Maar ook Cyperus iria L. zou een dergelijk embryo bezitten (VAN DER VEKEN 1965: fig. 29S). Een supplementaire controle lijkt hier wenselijk.

#### C. Anatomie:

- Binnen de mariscoïden is Courtoisina het enige taxon waarbij de binnenste Kranz-schede rond de vaatbundel ontbreekt. Verder is ook de buitenste vaatbundelschede hier hyalien, een uitzonderlijk kenmerk dat gedeeld wordt met 'Mariscus' deciduus (Böck.) C.B. Clarke, een in meer opzichten ongewone soort, hoewel dit niet hoeft te wijzen op nauwe onderlinge verwantschap (VORSTER 1978: 356).

- Ook inzake luchtkanalen is Courtoisina binnen deze groep uitzonderlijk, doordat ze in de bladeren worden gevormd door desintegratie van sterparenchymcellen; nog andere bijzondere kenmerken worden vermeld door VORSTER (1978: 357) en worden hier niet herhaald.
- METCALFE (1971: 180) tenslotte beschrijft de chlorenchymcellen als duidelijk radiaal gerangschikt rond de vaatbundels bij de bladrand, minder duidelijk rond de andere; dit wordt enigszins bevestigd door DRUYTS-VOETS (1970: fig. 10C). Niettemin hebben LERMAN & RAYNAL (1972: 1393) bij Courtoisina een koolstofisotopenverhouding gemeten, die bij de eucyperoïde planten worden aangetroffen.

#### 4. Bespreking

Door het bloemgestel en het embryo van het Cyperus-type wordt de plaatsing binnen de Cypereae zeer aannemelijk gemaakt. De problemen komen pas opduiken bij nadere detaillering.

Makromorfologisch gezien benadert dit genus -oppervlakkig beschouwd- het dichtst Mariscus, door het anthelavormig bloemgestel (hoewel de aartjes eigenlijk té dicht opeenzitten aan het uiteinde van de bloemgesteltakken), de als geheel afvallende aartjes (die een sterk gereduceerde vorm kunnen aannemen). Dit verklaart tevens de vroegere pogingen om Courtoisina in Mariscus in te sluiten.

Geleidelijk aan echter zijn steeds meer differentiërende kenmerken t.o.v. Mariscus bekend geworden, zoals de eucyperoïde anatomie, de bijzondere ontogenese van de luchtkanalen, de hyaliene buitenste vaatbundelschede, het bijzonder pollentype (VORSTER 1978: 355), het ongewoon gedifferentieerde embryo, de eenjarige habitus, ... Dit lijken evenveel redens om Courtoisina inderdaad als -een goed herkenbaar!- genus te erkennen, misschien ontwikkeld uit een aan Mariscus parallelle vorm, ontstaan uit bepaalde Cyperus-voorouders.

## 8.7. Mariscus Vahl, nom. cons.

## 1. Taxonomie

Lectotype: M. capillaris (Swartz) Vahl, typ. cons.

Deze naam Mariscus heeft al een turbulente geschiedenis achter de rug, en deze omzwervingen zijn op een aardige manier beschreven door O'NEILL (1942: 43-44); deze worden hier met enige nodige korrekties weergegeven.

- 1) In de klassieke oudheid stond deze naam voor een Juncus-soort, wellicht J. maritimus L.
- 2) Om in de littoraal-moerassige sfeer te blijven gebruikte de prelinneaanse auteur Haller deze naam voor wat we nu kennen als Cladium mariscus (L.) Pohl en in deze zin werd de naam postlinneaan overgenomen als Mariscus Scop. in 1754.
- 3) GAERTNER (1788: 11-12) gebruikte dezelfde naam Mariscus voor een groepje van drie planten. In FARR et al. (1979: 1043) wordt deze naam als een nomenklatorisch synonim van Schoenus beschouwd, wellicht door de opname -als eerste soort- van Mariscus mucronatus Gaertn., daar in verband gebracht met Schoenus mucronatus L. ("differt culmo ac foliis a Sch. mucronato"). Deze laatste is echter een andere soort die bij Cyperus aansluit, al dan niet in een afzonderlijk genus Galilea, of een sectio Bobartia (L.) C.B. Clarke. GAERTNER (l.c.) heeft daarenboven de naam Bobartella tussen haakjes naast de soortnaam geplaatst; dit lijkt me een verwijzing naar Bobartia L., meer bepaald B. indica L., tot voor kort bekend als synonim van Cyperus arenarius L. of Galilea arenaria (L.) Goetgh., **comb. nov. provis.** Helaas, wanneer we meer in detail de beschrijving en de figuur van het vruchtje bekijken, stellen we vast dat het vruchtje dik lensvormig is afgeplat, een wat verdikte stijlbasis heeft, en aan de voet omgeven is door 5 (6?) glumellae. Het is me niet heel duidelijk met welke soort deze kenmerken overeenkomen, maar een Rhynchospora kan in aanmerking komen. De tweede en derde soort zijn duidelijk te herkennen en behoren wel degelijk tot Mariscus, zoals nu erkend. Omwille van de problematische interpretatie van de eerste soort, zal een lectotype hier niet worden aangeduid.
- 4) Door VAHL (1805: 372) tenslotte is Mariscus beschreven in de zin zoals nu algemeen aanvaard. Dit is eigenlijk vanzelfsprekend, vermits deze Mariscus Vahl nu opgenomen is op de lijst van de nomina generica conservanda. Dit heeft voor gevolg

dat de oudere homonymen als Mariscus Scop. en Mariscus Gaertn. verworpen moeten worden: voor de eerste is Cladium P. Browne nu in gebruik, voor de tweede -die een heterogeen groepje planten omschrijft- is niet meteen een naam vereist, aangezien ze terug te voeren is -afhankelijk van een eventuele latere lectotypifiekatie- ofwel tot wellicht Rhynchospora (jonger, dus ev. te konserveren), ofwel tot Mariscus Vahl (ook jonger, maar reeds gekonserveerd).

Afgezien van deze homonymenproblematiek zijn nog zes andere, valiede genusnamen met Mariscus in verband te brengen, en ook hier zijn enige nomenklatorische problemen niet te vermijden.

Opetiola Gaertn. is de oudste, gebaseerd op de soort O. myosuroides Gaertn. Uit de esthetisch verantwoord te noemen figuur en de bijhorende beschrijving (GAERTNER 1788: 14, t. 2) blijkt dat hier een groteske morfologische verwarring heeft plaatsgevonden: afgebeeld is een wat ouder bloemgestel, waarvan alle aartjes zijn afgefallen, slechts de dicht opeengeplaatste littekens ervan zijn merkbaar, en deze enigszins gezwollend kusentjes zijn als vruchtjes geïnterpreteerd. KÜKENTHAL (1936a: 518) voegt met enige aarzeling deze naam als synoniem bij Mariscus cyperinus (Retz.) Vahl. Gezien deze valiede naam ouder is dan Mariscus Vahl, gezien ze overduidelijk gebaseerd is op een plant uit dit genus, en gezien ze niet als nomen rejiciendum is opgenomen in de lijst van nomina generica conservanda, wordt hier voorgesteld om de bekende naam Mariscus Vahl veilig te stellen tegen Opetiola Gaertn., door deze toe te voegen aan de nomina rejicienda versus Mariscus, nom. cons.

De volgende naam, Adupla Bosc ex de Jussieu, is een jaar voor Mariscus Vahl gepubliceerd, en zou normaliter dus ook een opname bij de nom. rej. versus Mariscus Vahl vereisen. Het blijkt echter dat Mariscus Gaertn. als synoniem werd opgenomen, waardoor ook deze naam ofwel bij de Rhynchospora-synonymie kan worden opgenomen, ofwel wordt ze met Mariscus Vahl gelijkgesteld, en dan is de verwerping, hoewel niet strikt vereist, omwille van de duidelijkheid toch gewenst. Een lectotypifiekatie van Mariscus Gaertn. dringt zich dus op.

Tenslotte zijn er nog vier monotypische genera beschreven, in chronologische volgorde: Borabora Steud., Didymia Phil., Cylindrolepis Böck. (deze zonder expliciet beschreven soort, maar gebaseerd op een aangetast en abnormaal ontwikkeld specimen) en Sphaeromariscus E.G. Camus, alle zonder enige twijfel tot Mariscus Vahl terug te voeren, onder de resp. soorten M. macrophyllus Brongn., M. flavus Vahl, M. rehmannianus C.B. Clarke en M. compactus (Retz.) Boldingh.

Na dit uitgebreide stukje nomenklatuur gaan we even in op de taxonomische historie, meer bepaald de relatie tot Cyperus. Want ook dit genus is een -belangrijke- deelgroep van Cyperus s.l. zoals het door KÜKENTHAL (1935: 41) is opgevat. In tegenstelling tot de situatie bij Kyllinga en Pycneus die meestal



binnen Cyperus als goed herkenbare subgenera blijven behouden, wordt van Mariscus s.l. hier niet zelden het monofyletisch karakter in twijfel getrokken, vooral in meer recent werk, zoals o.a. door RAYNAL (1973: 166, fig. 7), VORSTER (1978: 358-359), HAINES & LYE (1983: 145), TUCKER (1983: 6). Steeds weer wordt de nadruk gelegd op de noodzaak van een algehele revisie van het genus, met een gelijklopende revisie van Cyperus s.s. zelf!, m.a.w. het werk van KÜKENTHAL is aan een herwerking toe. Wie begint?

Oorspronkelijk werd Mariscus van Cyperus onderscheiden op basis van de armbloemige aartjes ("subtriflorus") (VAHL 1805: 372), later evenwel werd het duidelijk dat diverse Mariscus-soorten meerbloemige aartjes konden bezitten. KUNTH (1816: 212) meende dat de ligging van het vruchtje in een uitholling van de rachilla een belangrijk kenmerk voor Mariscus kon zijn, maar dit fenomeen is ook bij diverse soorten uit Cyperus s.s. terug te vinden. Wellicht was NEES (1834a: 286) de eerste die wees op het en bloc afvallen -boven bractea en profyl- van de aartjes (= rachilla + glumae + vruchtjes) bij Mariscus. CLARKE (1884: 154) bevestigde dit feit en wees erop dat bij deze soorten een kussenvormig gewricht ("disc") aanwezig is, gelegen "above the two lowest barren glumes", d.w.z. boven bractea en profyl van het aartje, en waarboven de rachilla tussen profyl en eerste gluma met een vrijwel zuiver breukvlak desarticuleert. KÜKENTHAL (1935: 35) tenslotte was van mening dat het in zijn geheel afvallende aartje de meer geëvolueerde situatie voorstelde, en de afvallende glumae met blijvende rachilla de meer primitieve. Daarom werden door deze auteur alle soorten, die enigszins de neiging vertoonden om hun aartjesrachilla af te gooien, in zijn subgenus Mariscus (Vahl) C.B. Clarke geplaatst. Daarbij worden nog een aantal secties vermeld, die duidelijk een begin van overgang naar Mariscus zouden vertonen (indirekte en onbewuste aanduiding van het polyfyletisch karakter?).

Uit latere studies is gebleken dat verschillende groepjes soorten uit dit (sub)genus Mariscus s.l. meer gelijkenis vertonen met soorten o.a. uit Cyperus s.s. dan onderling; m.a.w. hoogstwaarschijnlijk is de bijzondere wijze van aartjesval herhaaldelijk en onafhankelijk ontstaan in diverse, niet direkt met elkaar verwante groepjes Cyperus s.l.-soorten (zie sub Courtoisina, Monandrus, Queenslandiella, Alinula, Remirea, Sphaerocyperus).

Alle Mariscus-soorten zijn doorlevend, met een rizoom of dicht zodevormend. Enkele eenjarigen zijn echter door KÜKENTHAL (1936a: 484, 495-506, 525-526) en RAYNAL (1973: 159) toch in Mariscus opgenomen, zoals we zullen zien, ten onrechte! Vooreerst is daar M. gayi C.B. Clarke, beschreven uit Frans Guyana en gebaseerd op een enkel specimen; vermoedelijk gaat het om een jong, eerstejaars bloeiend exemplaar van een normaliter doorlevende soort (KÜKENTHAL 1936a: 484), maar een bevestiging is gewenst. Door KÜKENTHAL (1936a: 525-526) wordt M. paradoxus (Cherm.) Cherm. eveneens in het subgenus Mariscus geplaatst,

maar voorzien van een nota: "planta rarissima critica, cujus delineationem simul cum analysi florum cl. Chermezon debeo"; deze soort wordt hier in Alinula opgenomen (genus 8.12), net zoals M. malawicus J. Raynal (RAYNAL 1973: 159). Het laatste te bespreken taxon omvat een heterogene groep soorten, door KÜKEN-THAL (1936a: 495-506) verzameld als sectio Aristati Kunth in zijn subgenus Mariscus. Hierin zijn volgende taxa opgenomen:

- 1) Courtoisina, met Cyperus assimilis Steud. en C. pseudokyllingioides Kük.: eucyperoïde anatomie; bloemgestel een anthela van hoofdjesachtig samengetrokken aartjes; aartje boven het profyl als geheel afvallend; meeldraden 3; vruchtje driekantig, langwerpig. Ook embryografisch onderscheiden beide soorten zich goed van de andere Cyperi (VAN DER VEKEN 1965: fig. 32D,E) (genus 8.6).
- 2) Queenslandiella, met C. hyalinus Vahl: chlorocyperoïde anatomie; bloemgestel een anthela van enkele meestal gesteelde aren met min of meer open spiralig geplaatste aartjes; aartje boven het profyl als geheel afvallend; meeldraden 2; vruchtje lateraal(!) afgeplat, afgerond vierhoekig (genus 8.16).
- 3) C. soyauxii Böck., een Westafrikaanse soort die bepaalde gelijkenissen vertoont met Queenslandiella: vermoedelijk chlorocyperoïde anatomie; bloemgestel een dicht samengetrokken hoofdje, zelden een anthela van enkele gesteelde aren met spiralig geplaatste aartjes; aartje boven het profyl als geheel afvallend; meeldraden 3; vruchtje driekantig, ovaal. Deze plant wordt meestal beschreven als een slanke, ietwat zodevormende, doorlevende plant. De aartjes met hun gekromde rachilla en glumae en wat teruggekromde glumaetoppen doen sterk denken aan Queenslandiella, waar deze soort ook embryografisch goed op lijkt (VAN DER VEKEN 1965: fig. 32B,C)!
- 4) Monandrus, met C. hamulosus M. Bieb., C. squarrosus L. (sub C. aristatus Rottb.) en C. maderaspatanus Willd. (sub C. squarrosus auct., non L.): chlorocyperoïde anatomie; bloemgestel een anthela van enkele gesteelde aren met min of meer open spiralig geplaatste aartjes; aartjes boven het profyl als geheel afvallend, soms lossen vooraf enkele glumae; meeldraden 1; vruchtje driekantig, langwerpig (genus 8.14).
- 5) Tenslotte vermelden we nog drie mij onvoldoende bekende soorten, waarvan de affiniteiten me bijgevolg ook niet duidelijk zijn: C. confertus Swartz, C. panamensis (C.B. Clarke) Britton en C. steadii Kük.

Een zeer merkwaardige eigenschap, gedeeld door Queenslandiella, C. hamulosus, C. squarrosus en in mindere mate door Courtoisina is de min of meer sterke geur van fenegriek die deze planten afscheiden. RAYNAL (1966: 588) zuivert deze sectio Aristati en behoudt slechts de typesoort met enkele nauwe verwanten. Hiertoe rekent hij echter ook C. pygmaeus Rottb. en C. michelianus L.,

twee eenjarige chlorocyperoïde soorten die een volledig hoofdjesvormig samengedrongen bloemgestel vertonen, met kleinere aartjes en glumae. Volgens KÜKENTHAL (1936a: 311-315), CHERMEZON (1937: 113), KERN (1974: 634-635) en ook mezelf horen die laatste twee soorten hier niet thuis, en worden ze wellicht beter in de sectio Amabiles C.B. Clarke ondergebracht. De vaak gebruikte naam Dichostylis is hier niet bruikbaar, zoals mooi door RAYNAL (1966: 588) aangetoond. RAYNAL heeft zich wellicht tot een insluiting laten verleiden door het voorkomen van een parallelle ontwikkeling in dit koppel, vergelijkbaar met wat bij C. hamulosus en C. squarrosus merkbaar is, nl. de overgang van orthodistichie naar "spiralige" stand van de glumae, een fenomeen dat tot nu toe nog niet nauwkeurig is bestudeerd.

## 2. Algemene gegevens

### A. Bloemgestel: (\*A)

- De hoofdas is (meestal) spiralig vertakt, volgens een (vrij) dicht NVP; de bracteeae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld.
- De zijtakken kunnen op hun beurt vertakken volgens het patroon van de hoofdas; hun eerste internodium is al of niet gestrekt.
- Een aartje is opgebouwd uit een profyl, en twee of meer distiche glumae, die in principe elk een 2sl bloemetje dragen.
- Een bloemetje bestaat uit 1-3 meeldraden zonder glumellae, en een trimeer gynoecium zonder blijvende stijlbaas.

Besluit: Cyperus-type.

### B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 292-298, fig. 31M-W, 32A-J)

- De omtrek is meestal langwerpig-obtrullaat, vaak min of meer afgerond.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 matig, basaal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, subbasaal tot sublateraal door de sterk asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, // b1.

Besluit: Cyperus-type, zeer goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 563-564, sub Chlorocyperus).
- PFEIFFER (1927a: 119-120).
- CHERMEZON (1937: 19).
- DRUYTS-VOETS (1970: 36).
- METCALFE (1971: 374-384, fig. 52).
- GOVINDARAJALU (1974: 237-238, 245-260, fig. 4-9).
- VORSTER (1978: 48-77, fig. 3.25-3.33).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- M. alternifolius Vahl:
  - P. Goetghebeur 4851, Kameroen (GENT)
  - E. Tijbaert 17, Ivoorkust (GENT)
- M. compactus (Retz.) Boldingh:
  - A. Kneucker Cyp. Exs. 246, Filippijnen (GENT)
- M. congestus (Vahl) Clarke:
  - E. Coppejans 439, Zuid-Afrika (GENT)
  - P. Goetghebeur 4545, ibid. (GENT)
- M. dregeanus Kunth: C. Reid 528, Zuid-Afrika (GENT)
- M. dubius (Rottb.) Kük.:
  - P. Goetghebeur 4365, Zuid-Afrika (GENT)
  - R. Viane 1328, Ivoorkust (GENT)
- M. fallax Cherm.: A. Dhont 9, Madagascar (GENT)
- M. flabelliformis Kunth:
  - A. Leeuwenberg 2098, Ivoorkust (GENT)
  - R. Viane 1400, ibid. (GENT)
- M. flavus (Vahl) Nees: Focke 102, Suriname (GENT)
- M. grantii C.B. Clarke:
  - C. Reid 547, Zuid-Afrika (GENT)
- M. indecorus (Kunth) Podl.:
  - P. Goetghebeur 4380, Zuid-Afrika (GENT)
- M. longibracteatus Cherm.:
  - A. Dhont 46, Madagascar (GENT)
- M. macrocarpus Kunth:
  - P. Goetghebeur 4409, Zuid-Afrika (GENT)
- M. plateilema Steud.: W. Marien 593, Kenya (GENT)
- M. rehmannianus C.B. Clarke:
  - C. Reid 688, Zuid-Afrika (GENT)
  - C. Reid 715, ibid. (GENT)
- M. pseudovestitus C.B. Clarke:
  - C. Reid 459, Zuid-Afrika (GENT)
- M. pubens (Kük.) Podl.:
  - J.J. Symoens 6842, Zambia (GENT)
- M. schweinitzii (Torr.) Koy.:
  - A. Kneucker, Cyp. Exs. 235, USA (GENT)
- M. sumatrensis (Retz.) J. Raynal:
  - E. Coppejans 693, Zuid-Afrika (GENT)
  - C. Reid 551, ibid. (GENT)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Enkele groepen binnen Mariscus vertonen weinig structurele reductie van de aartjes, zoals de sectiones Thunbergianus en Deciduus. VORSTER (1978: 87, 348) beschouwt ze als de primitiefste Zuidafrikaanse soorten, en daarbij steunt hij zich ook op andere kenmerken, zoals het hygrofiele karakter, de grote afmetingen, en ook anatomische gegevens (zie aldaar). Zoals reeds aangetoond hoort C. deciduus niet in Mariscus thuis, maar in de eucyperoïde Cyperus-groep, een inderdaad meer oorspronkelijke cyperoïde taxon.
- VORSTER (1978: 351) wijst op het interessante feit dat de bloemgestelbouw bij de bestudeerde (= Zuidafrikaanse) soorten gekorreleerd is met de bouw van de basisdelen. De samengestelde anthelae zijn beperkt tot soorten die ook door hun basis verschillen van de planten met enkelvoudige anthelae. Deze kenmerken verdienen dus een nauwkeurige analyse, en dan graag uitgebreid tot alle vermelde Mariscus-soorten.
- De homogeniteit van Mariscus is een belangrijk twistpunt, en momenteel wordt door de meeste onderzoekers aangenomen dat het genus binnen zijn huidige grenzen heterogeen is. Tenslotte wordt het verschil met Cyperus s.s. gevormd door een enkel bloeimorfologisch kenmerk: de artikulatie tussen profyl en de rest van het aartje, m.a.w. de als geheel afvallende aartjes. Uit de studie van de andere Cypereae blijkt dat deze artikulatie bij diverse taxa is aangetroffen (Cyperus deciduus, Courtoisina, Queenslandiella, Monandrus, Remirea, Sphaerocyperus) die echt niet allemaal als direkte, gespecialiseerde afstammelingen uit Mariscus-voorouders kunnen worden gezien. Bijgevolg is het goed mogelijk dat Mariscus zich via diverse wegen uit de chlorocyperoïde Cyperus heeft ontwikkeld. Daarop wijzen trouwens de gelijkenissen tussen sectiones uit deze twee taxa (RAYNAL 1973: 166). Een oplossing voor dit probleem is nog niet in zicht.

## B. Embryo:

- Uit de bespreking bij VAN DER VEKEN (l.c.) blijkt dat Mariscus embryografisch niet als een eenheid is te herkennen. De soorten gelijken onderling niet méér op elkaar dan op soorten uit Cyperus of Kyllinga, en in sommige gevallen zelfs eerder omgekeerd. Om daaruit te besluiten dat door de embryografie de brede opvatting van Cyperus sensu KÜKENTHAL wordt bevestigd (VAN DER VEKEN 1965: 285) is niet korrekt, alleen kan worden gesteld dat ze deze opvatting niet tegenspreekt.
- Ook hier weer blijkt dat M. deciduus (Böck.) C.B. Clarke van de andere Marisci afwijkt en eerder bij C. halpan kan worden aangesloten; terecht werd ze daarom recent binnen de eucyperoïde Cyperi opgenomen (LYE 1981a: 57).

## C. Anatomie:

- Weeral blijkt M. deciduus een probleemsoort. Volgens DRUYTS-VOETS (1970: 44, fig. 10a) vertoont deze soort een eucyperoïde anatomie, terwijl VORSTER (1978: 45-47, fig. 3.24) dit bijzonder kenmerk eigenlijk niet lijkt te hebben opgemerkt, of althans niet duidelijk kon interpreteren. Weliswaar zijn bij deze soort bijzondere, oorspronkelijke kenmerken vastgesteld, wat dan de plaatsing door KÜKENTHAL (1936a: 471) in een eigen monotypische sectio kan verdedigen. Daarenboven wees deze auteur (o.c.: 473) op de merkwaardige affiniteiten met Cyperus halpan L. Die opinie lijkt me zeker gefundeerd, en deze soort wordt dus opnieuw in Cyperus s.s. teruggeplaatst, zoals trouwens ook reeds door LYE (1981a: 57) is voorgesteld.
- Hier is ook de plaats om even te wijzen op de interessante gegevens die METCALFE (1971: 382-383) heeft bekommen uit zijn systematisch anatomische studie: "the genus Mariscus is by no means uniform in leaf structure". Twee informele groepen A en B konden worden onderscheiden, met enkele varianten van A die enigszins het type B beginnen te naderen; type B is ten andere niet van de chlorocyperoïde Cyperi te onderscheiden. Om de taxonomische implicaties van deze waarnemingen te kunnen evalueren is evenwel een (veel) grotere steekproefomvang vereist.

## 4. Bespreking

De affiniteit met Cyperus kan moeilijk in vraag worden gesteld. Het probleem ligt eigenlijk in de afbakening tegenover Cyperus s.s. en verder ook in het herkennen van de heterogene elementen.

De algemene bouw van het bloemgestel, het embryo of de anatomie leveren weinig taxonomisch bruikbare elementen. Het lijkt er eerder op dat secundaire kenmerken, te onderscheiden a.h.v. een meer verfijnde indeling (d.w.z. de variatie binnen een gekend en vast basispatroon), wél interessante feiten zullen geven. Hiervoor is echter een monografische behandeling van de gehele groep, d.w.z. Cyperus s.l. vereist.

In tegenstelling tot de situatie bij Pycneus en Kyllinga, andere afsplitsingsprodukten uit Cyperus s.l., is een meerderheid van de auteurs overtuigd van de heterogeniteit van Mariscus. Pogingen zijn dan ook ondernomen om meer homogene taxa binnen of buiten Cyperus s.l. te erkennen, zoals door VORSTER (1978) en HAINES & LYE (1983). De eerste heeft uitwendig morfologisch herkenbare -kleine- eenheden (eenjarigen!) afgesplitst als zelfstandige genera, en de rest voorlopig in Mariscus gelaten, alhoewel het waarschijnlijk polyfyletisch karakter wordt toegegeven. Door HAINES & LYE (1983) wordt alles (inbegrepen Pycneus, Kyllinga, Alinula, Queenslandiella,...) binnen Cyperus sensu latissimo gehouden, en Mariscus wordt onherkenbaar verdeeld over verschillende subgenera. Een stap naar de verdeling van wellicht polyfyletische Mariscus in meer homogene eenheden is hiermee dus gezet. Daarbij moet zeker worden opgemerkt dat ondanks de poging van HAINES & LYE (1983) om dit heterogene karakter van een Mariscus s.l. te vermijden door het grondig op te delen, dezelfde heterogeniteit blijft bestaan binnen sommige van hun -moeilijk of niet als zodanig te herkennen- nieuwe subgenera, zoals ze zelf trouwens moeten toegeven (o.c.: 214, 252). Ook blijven daarmee de fylogenetische relaties in het complex onduidelijk. Hebben al deze groepjes zich werkelijk onafhankelijk van elkaar uit andere meer primitieve sectiones van Cyperus s.s. kunnen ontwikkelen, of zijn deze vormen in resp. Cyperus en Mariscus toch door parallelle evolutie uit twee basisgroepen gegroeid?

Als besluit kunnen we stellen dat Mariscus zoals het tot nu toe wordt opgevat zeer waarschijnlijk heterogeen is: diverse sectiones vertonen meer affiniteiten met sectiones van de chlo-rocyperoïde Cyperis dan onderling met elkaar. Twee houdingen zijn hiertegenover mogelijk, 1) Mariscus wordt verdeeld en als afzonderlijke sectiones her en der in Cyperus opgenomen, ofwel 2) wordt Mariscus s.s. als genus aangehouden, na een uitzuivering door verwijdering van de dichter met Cyperus verwante groepjes. Persoonlijk neig ik meer naar de eerste oplossing, maar omdat de problemen inherent aan dit uiteenhalen van de Mariscus-sectiones nog niet volledig zijn opgelost, lijkt het me aangewezen om voorlopig Mariscus nog naast Cyperus te erkennen.





### 8.8. Torulinium Desv. ex Hamilt.

---

#### 1. Taxonomie

Lectotype: T. ferax (L.C. Rich.) Hamilt. ('ferox') (lectotypifiekatie hier voorgesteld), nom. illeg. (= T. odoratum (L.) S. Hooper)

Dit genus is gepubliceerd met twee soorten, T. ferax en T. confertum Desv. ex Hamilt. Beide soorten worden nu als taxonomische synoniemen beschouwd van T. odoratum (L.) S. Hooper; van de twee synoniemen heb ik dan het oudste en meer bekende als lectotype voorgesteld. NEES (1842: 51) heeft bij het beschrijven van Diclidium Schrad. ex Nees voor deze zelfde groep soorten blijkbaar de vroegere naam over het hoofd gezien. Helaas blijkt nu dat ook Torulinium eigenlijk zou moeten wijken voor het nog oudere Epiphystis Trin., waarvan de typesoort E. ophiuroides Trin. met T. filiforme (Sw.) C.B. Clarke overeenkomt. Wellicht verdient het de voorkeur om de meer bekende naam Torulinium te redden, door een -nog in te dienen- voorstel tot konservering tegenover de vergeten naam Epiphystis.

Auteurs die de andere taxa binnen Cyperus s.l., zoals Kyllinga, Pycneus, Mariscus erkennen, hebben ook meestal geen moeite om Torulinium op hetzelfde niveau te brengen, zij het nu als genus of als subgenus (CLARKE 1884: 34; CHERMEZON 1919a: 63; BALLARD 1935: 2; HOOPER 1972: 579; RAYNAL 1973: pl. 8; TUCKER 1983: 4-5).

Tot voor kort waren de gekende soorten vrij eenvormig en makkelijk te herkennen aan de aartjesbouw: rolronde afvallende aartjes met talrijke niet-gekielde glumae, die elk een langwerpig trimeer vruchtje axilleren; basaal wordt het vruchtje omhuld door het sterk gevleugelde rachilla-internodium naar de volgende gluma; tenslotte, het meest eigen kenmerk wordt gevormd door het in 1-bloemige stukjes uiteenvallen van de gehele rachilla. Recent is echter een nieuwe, vrij afwijkende soort beschreven, T. correllii Koy. (KOYAMA 1976), met lateraal afgeplatte aartjes en enigszins dorsiventraal samengedrukte vruchtjes. Deze auteur beschouwt de vermelde soort als een meer oorspronkelijke vorm die aanleiding zou hebben gegeven aan het ontstaan van soorten met rolronde aartjes.

## 2. Gegevens per soort

1) Torulinium filiforme (Swartz) C.B. Clarke

## A. Bloemgestel:

- De hoofdas vertakt volgens een niet helemaal verdicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld.
- De zijassen herhalen het patroon van de hoofdas, hun eerste internodium is duidelijk gestrekt.
- De aartjes zijn opgebouwd uit een 6-tal distich geplaatste glumae, elk een 2sl bloemetje axillierend; de rachilla is verdikt, gevleugeld en valt in 1-bloemige stukjes uiteen.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden zonder glumellae, die een trimeer gynoecium omgeven.

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: fig. 32V, sub Cyperus)

- De omtrek is langwerpig-spoelvormig, met scherp kotyl.
- Sagittaal: - b1 is goed, b2 matig ontwikkeld, basaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is smal spleetvormig, iets subbasaal onder b1 gelegen, door de asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 521-524, fig. 66).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- C. Wright 702, Cuba (BR)

2) Torulinium odoratum (L.) Hooper

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij T. filiforme, maar de aartjes bezitten meestal meer glumae.

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: fig. 32U, sub Cyperus ferax L.C. Rich.)

- Zoals bij T. filiforme.

Besluit: Cyperus-type.

## C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1937: 17, sub T. ferax (L.C. Rich.) C.B. Clarke).
- METCALFE (1971: 521-524, fig. 66, sub T. confertum Ham.).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J. de Bruijn 1587, Colombia (GENT)
- Focke 654, Suriname (GENT)
- P. Maas & L. Westra 3499, Guyana (GENT)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- In verband met de afwijkende T. correllii schrijft KOYAMA (1976: 252) dat "it is generally considered that within the cyperoid spikelets bearing two-ranked glumes the subterete ones have evolved from the flattened ones". Deze bewering kan korrekt zijn, maar dat ze de algemene opinie onder cyperologen zou voorstellen, kan ik niet bevestigen, en KOYAMA (l.c.) brengt geen enkel argument aan.

#### B. Embryo:

- Zoals voor de andere Cyperus-afsplittingsprodukten kon VAN DER VEKEN (1965: 285, 292) geen belangrijke embryografische verschillen met Cyperus s.s. aantonen. Het lijkt me echter niet korrekt om daaruit te konkluderen dat de embryografie de opvatting van een Cyperus s.l. steunt, beter zou zijn om te stellen dat de embryografie de insluiting niet tegenspreekt: een belangrijke nuance!

#### C. Vegetatieve anatomie: —

## 4. Bespreking

De positie van Torulinium dicht bij Mariscus (KÜKENTHAL 1935: 35) lijkt niet aan twijfel onderhevig, door de overduidelijke cyperoïde kenmerken, gekombineerd met dé mariscoïde eigenschap bij uitstek: de blijvende glumae op een afvallende rachilla. Diezelfde rachilla zorgt evenwel ook voor een belangrijk onderscheid met Mariscus: ze breekt in 1-bloemige stukjes uiteen.

Recent is naast de soorten met rolronde aartjes en ongekielde glumae ook nog een soort met lateraal afgeplatte aartjes en gekielde glumae bekend geworden. Daar diezelfde twee types ook in Mariscus zijn aangetroffen, kan men zich indenken dat beide 'genera' zich misschien onafhankelijk maar min of meer parallel uit (Proto)Cyperus hebben ontwikkeld. In elk geval lijkt het bijzonder rachillatype mij een volwaardig kenmerk tot generisch onderscheid, hoewel additionele verschillen met plezier worden opgewacht...

Aangezien de meeste (alle?) auteurs dit taxon als homogeen beschouwen, wordt het probleem, zoals reeds vaak aangetoond, herleid tot de vraag naar het gewenste erkenningsniveau. Het lijkt me verantwoord om aan dit groepje eenzelfde rang toe te kennen als aan Pycreus, Kyllinga, Courtoisina, hoewel de affiniteiten met Mariscus sectio Strigosi wel zeer nauw lijken...



## 8.9. Remirea Aublet

---

### 1. Taxonomie

Type: R. maritima Aublet

Dit monotypisch genus, met één soort wijd verbreid langs de tropische kusten (PFEIFFER 1931: 183-185, MIEGE & BODARD 1961: 704, fig. 1), is dank zij enige bijzondere bloeimorfologische kenmerken een opvallende verschijning. De eenbloemige aartjes met distich geplaatste glumae en een kurkachtig orgaan dat het ene vruchtje omhult, hebben een groot aantal taxonomen op een dwaalspoor gezet (overzicht bij PFEIFFER 1931: 180-185): FENZL (1836: 114), BENTHAM (1883: 1038), PAX (1888: 116), BAILLON (1894: 377), CLARKE (1901: 267) en KÜKENTHAL (1944b: 200-209) plaatsten nl. dit genus om diverse redenen in de rhynchosporoïde groep.

Maar reeds NEES (1834a: 286) plaatste Remirea in de Cypereae, en nadat KUNTH (1837: 138-139) een korrekte interpretatie van de structuur van het aartje had gegeven, is die later door CHERMEZON (1922: 812-813), KERN (1958: 795-797, fig. 4 & 1974: 644-645), OTENG-YEBOAH (1975: 202-203, fig. 2-3) en HOOPER (1983) met heel veel nauwkeurige waarnemingen weergegeven.

In het licht van deze bevindingen, nog versterkt door anatomische en embryografische gegevens, lijkt het moeilijk om de ware affiniteit van Remirea buiten de Cypereae te zoeken. Met de rhynchosporoïde groep heeft het weliswaar enkele kenmerken gemeenschappelijk, maar die zijn te wijten aan convergente ontwikkelingen, wat blijkt uit de gelijkenissen van meer fundamentele aard. Daarenboven komen de vermeend "rhynchosporoïde" kenmerken ook voor bij enkele andere echte Cypereae, en zijn ze dus in geen mate exclusief (KERN 1958: 797-798), in tegenstelling tot sommige andere kenmerken die Remirea gemeenschappelijk heeft met de Cypereae (embryografie, anatomie, aartjesstructuur,...).

Slechts een synonym moet hier worden vermeld, Miegia Schreber, dat volgens FARR c.s. (1979: 1094) als een jonger nomenklatorisch synonym moet worden beschouwd, een nom. superfl., omdat Remirea daar in de synonymie was opgenomen.

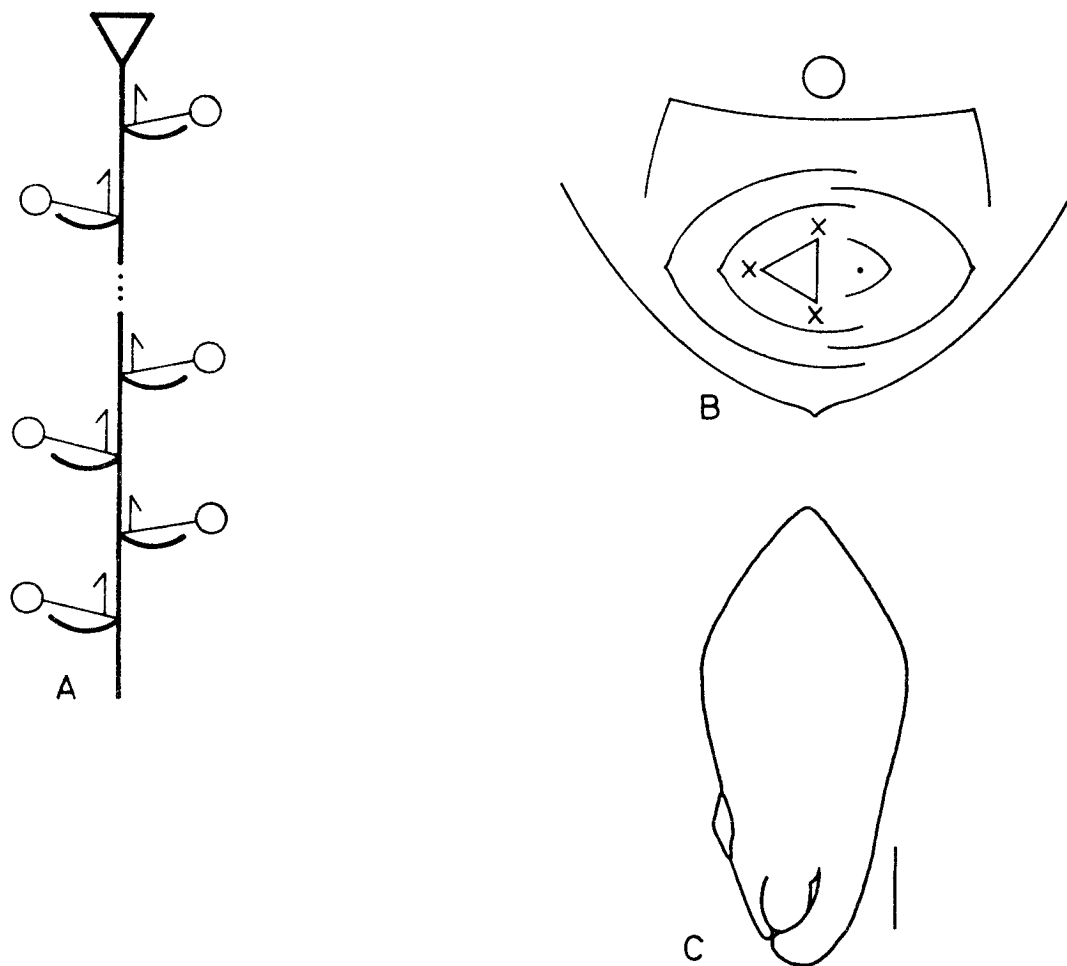


FIG. 8.8.4

*Remirea maritima* Aubl. -A: bloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, boven-  
 zicht. -C: embryo, sagittaal. (A-B: Leeuwenberg 2377, GENT; C: naar VAN DER  
 VEKEN 1965: fig. 32 O).



## 2. Gegevens per soort

1) Remirea maritima Aubl.

## A. Bloemgestel: (KERN 1958: fig. 4) (FIG. 8.8.4)(\*A)

- Het bloemgestel bestaat uit 1 terminale aar; soms zijn laterale aren aanwezig.
- De terminale aar is volledig volgens een dicht NVP opgebouwd; de bracteae staan duidelijk spirotristisch, de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- Het aartje bestaat uit 2(-4) goed ontwikkelde, distich geplaatste glumae; de onderste 1-3 zijn leeg, de bovenste en grootste axilleert een 2sl bloemetje, dat door het verlengde en ongewoon vergrote bovenste rachilla-internodium wordt omhuld; bovenop dit kurkachtig verdikt orgaan bevinden zich een sterk gereduceerde kapvormige gluma en de astop; de glumae bezitten duidelijke laterale nerven.
- Het 2sl bloemetje is opgebouwd uit 3+0 meeldraden, zonder glumellae, en een trimeer gynoecium.

Besluit: Cyperus-type, met hooggespecialiseerde aartjes.

## B. Embryo: (DIDRICHSEN 1897: 3; VAN DER VEKEN 1965: 296, fig. 32, 0) (FIG. 8.8.4)

- De omtrek is afgerond obtrullaat.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 zwak, basaal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, lateraal.
- Frontaal: - ks ligt wat lateraal door de asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, ze is spleetvormig, // b1.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 259-260, vermeldt eucyperoïde anatomie!).
- PFEIFFER (1927a: 132).
- CHERMEZON (1937: 18).
- METCALFE (1971: 419-422, fig. 58).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).
- OTENG-YEBOAH (1975).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- P. Goetghebeur & E. Coppejans 3458, Nieuw-Guinea (GENT)
- A. Leeuwenberg 2377, Ivoorkust (GENT)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- OTENG-YEBOAH (1975: 202-203, fig. 2-3) beschrijft op een nauwkeurige en korrekte wijze de structuur van het aartje. Het is dan ook merkwaardig dat in een volgende nota (OTENG-YEBOAH 1977a: fig. 4d) een sterk geschematiseerde figuur van een Remirea-aartje met 2 fertiele glumae en zonder rudimentaire bovenste gluma wordt afgebeeld.
- De preciese artikulatieplaats van de rachilla lijkt betwist te worden. Volgens CHERMEZON (1922: 813) en KÜKENTHAL (1944b: 200, 204) is het hele aartje afvallend, dus mét de laagste twee steriele glumae (waarmee zij eigenlijk de bractea en het profyl bedoelen!). KERN (1958: 798) en OTENG-YEBOAH (1975: 202) daarentegen beweren dat de artikulatie (meestal) plaatsvindt net boven het profyl, zoals bij Mariscus, Torulinium, etc. Dit laatste heb ik met eigen waarnemingen kunnen bevestigen!
- De anatomie en functie van het verdikte rachilla-internodium wordt min of meer uitvoerig behandeld door CHERMEZON (1924), RIDLEY (1930: 328-329) en OTENG-YEBOAH (1975): het kurkachtig weefsel dat het vruchtje blijft omhullen, maakt dat deze soort zich makkelijk kan verspreiden langsheen tropische kusten.

c. Vegetatieve anatomie:

- Als bijzonder secundair kenmerk mag zeker niet onvermeld blijven dat de wk zich opvallend laag op de flank van het embryo bevindt, en daardoor misschien wijst op een zekere verwantschap met Sphaerocyperus (cf. RAYNAL 1973: 170, pl. 8).

c. Vegetatieve anatomie:

- Behalve de radiaire structuur van het chlorenchym, is er nog de aanwezigheid in het blad van adaxiale hyaline cellen boven de centrale vaatbundel, en de ongewone schikking van de vaatbundels in het bladmesofyl; die kenmerken wijzen duidelijk op de affiniteiten met de Cypereae (METCALFE 1971: 421) en met Mariscus heel in het bijzonder: de anatomie van het blad staat typologisch intermediair tussen twee types die in Mariscus worden aangetroffen; de bladdoorsnede van Remirea lijkt trouwens heel sterk op die van Mariscus purpurascens (Vahl) C.B. Clarke, eveneens met een anatomietype intermediair tussen de twee gewone types in Mariscus (o.c.: 382-383, vergelijk fig. 52M en 58A!). Opmerkelijk is hier wel dat de mediane vaatbundel abaxiaal door slechts 1 (pulviniforme) sklerenchymband wordt gesteund, zonder de voor veel (maar niet alle!) Cypereae kenmerkende linkse en rechtse supplementaire (of zelfs de mediane vervangende) banden.

#### 4. Bespreking

Zoals voor Sphaerocyperus is gebeurd, zouden ook voor dit genus in een vergelijkende tabel met de Cypereae en de rhynchosporoïde groep de voornaamste differentierende kenmerken voor een van beide groepen kunnen worden verenigd. Een dergelijke tabel wordt niet herhaald, omdat die quasi identiek zou zijn aan tabel 8.8.2; er wordt dus gewoon verwezen naar die tabel.

Door verschillende auteurs (cf. Taxonomie!) is in voldoende mate aangetoond dat Remirea duidelijk verwant is met de Cyperaceae en eventueel zelfs moet worden verenigd met Cyperus s.l. of Mariscus (KERN 1958: 798; KOYAMA 1977: 159). Deze laatste opvatting is niet de onze, en hier wordt Remirea buiten Cyperus gehouden, omwille van het gekombineerd voorkomen van een aantal voor Cyperus s.l. ongewone, gespecialiseerde structuren (cf. Aanvullingen). Recent hield HOOPER (1983) eveneens een pleidooi voor een zelfstandig Remirea.

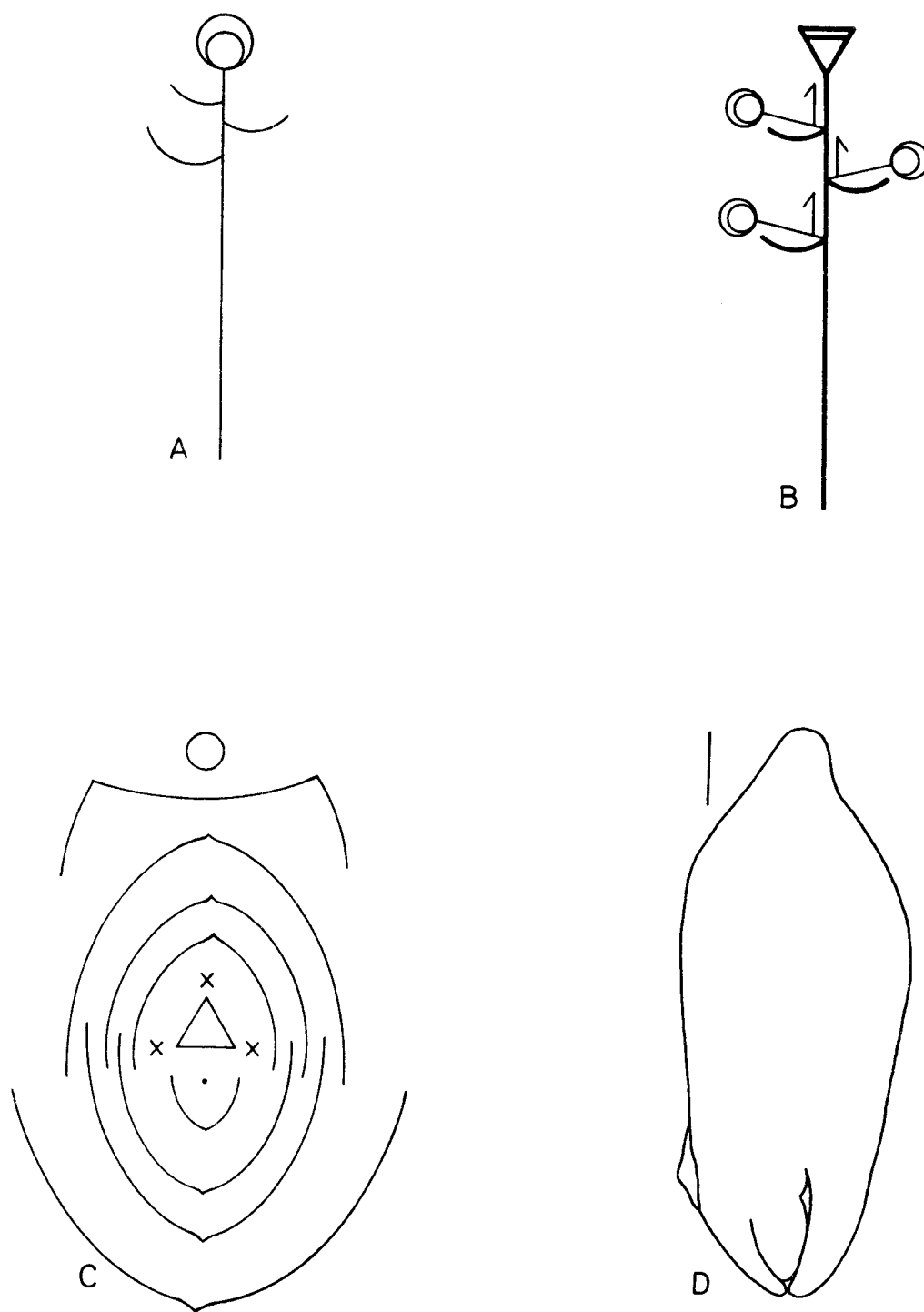


FIG. 8.8.5

Sphaerocyperus erinaceus (Ridl.) Lye -A-B: twee bloemgestellen, zijzicht. -C: lateraal aartje, bovenzicht. -D: embryo, sagittaal. (A-C: Homblé 1075, BR; D: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 32M).

## 8.10. Sphaerocyperus Lye

---

### 1. Taxonomie

Type: S. erinaceus (Ridl.) Lye

Opnieuw, en voor de zoveelste keer gaat het om een monotypisch genus dat weer een aantal taxonomische omzwervingen in het rijk der Cyperaceae-genera achter de rug heeft: beschreven als Schoenus erinaceus (RIDLEY 1884: 165-166, pl.23, fig. 5-9), wordt het dan overgebracht naar Rhynchospora als R. erinacea (CLARKE 1894b: 654 & 1902: 479), naar Cyperus als C. erinaceus (KÜKENTHAL 1943b: 103), naar Actinoschoenus als A. erinaceus (RAYMOND 1971: 588), en tenslotte kreeg het recent zijn eigen hokje als Sphaerocyperus erinaceus (LYE 1972: 214).

Het vermoeden van rhynchosporoïde affiniteiten was gebaseerd vooral op de bouw van de aartjes, met 6-7 distich geplaatste glumae, waarvan slechts 1 een 2sl bloemetje axilleert. Geleidelijk aan werd het duidelijk dat dit kenmerk niet als exclusief rhynchosporoïd kon gelden, en de meer fundamentele eigenschappen van de plant bleken tenslotte naar de Cypereae te wijzen (tabel 8.8.2).

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Sphaerocyperus erinaceus (Ridl.) Lye

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.8.5)

- De hoofdas vertakt volgens een dicht NVP; de bractee (zonder gesloten bladschede) staan spirotristisch, profyllen zijn goed ontwikkeld; vertakte zijassen zijn niet waargenomen, maar zijn misschien wel aanwezig.
- Een aartje is opgebouwd uit 6-7 goed ontwikkelde, distiche glumae; alleen de grootste gluma 6 draagt een 2sl bloemetje, en deze wordt niet omhuld door de hogere (ge-reduceerde) gluma 7; de glumae vertonen duidelijke laterale nerven.

## 8.10. Sphaerocyperus

- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+0 meeldraden, zonder glumellae, en een trimeer gynoecium; de stijlbasis is lichtjes verbreed en afvallend.

Besluit: Cyperus-type, met hooggespecialiseerde aartjes.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 296, fig. 32M) (FIG. 8.8.5)

- De omtrek is afgerond obtrullaat.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 zwak, basaal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, ligt basaal net onder b1, en staat dwars op b1.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- DRUYTS-VOETS (1970: 44, fig. 11).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Homblé 1075, Zaïre (BR)
- Malaisse & Goetghebeur 180, 217 & 782, ibid. (GENT)
- Milne-Redhead & Taylor 10366, Tanzania (BR)
- Symoens 7202, Zaïre (GENT)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- De rachilla breekt hier af boven het profyl (soms eronder, en soms zelfs onder de bractea!) en valt samen met de glumae en het ene bloemetje, vandaar dat deze soort door KÜKENTHAL (1943b: 103) in zijn Cyperus subgenus Marriscus werd geplaatst, weliswaar in een eigen sectio Erinacei Kük.

## B. Embryo:

- Net zoals bij Remirea moet ook hier worden gewezen op een bijzonder secundair kenmerk, nl. de bijzonder lage positie van wk, waardoor dit embryo zich meteen van quasi alle andere Cyperus-embryo's onderscheidt.

## C. Vegetatieve anatomie:

- Aan de adaxiale zijde van het blad boven de centrale vaatbundel is een groepje hyaliene cellen aanwezig, en abaxiaal rust dezelfde vaatbundel op een zeer brede sklerenchymkap, die in sommige gevallen breder is links en rechts van de vaatbundel: beide kenmerken wijzen duidelijk op een verwantschap met de Cypereae.

Tabel 8.8.2 : De affiniteiten van Sphaerocyperus

Kenmerk	<u>Cypereae</u>	<u>Sphaerocyperus</u>	<u>Rhynchosporae</u>
<i>Bloemgestel</i>			
<i>vertakkingspatroon</i>	NVP	NVP	meestal NVP + PVP
<i>Bracteae met ge-</i> <i>sloten bladschede</i>	-	-	+/-
<i>Rachilla afvallend</i> <i>mét de glumae</i>	-/+	+	-
<i>Glumae</i>			
- <i>plaatsing</i>	distich	distich	spiralig/distich
- <i>fertiliteit</i>	meest alle	1	1 - enkele
- <i>omhulling van</i> <i>het bloemetje door</i> <i>de hogere gluma</i>	-	-	+
<i>Glumellae</i>	-	-	+/-
<i>Stijlbasis verbreed</i>	-	- (+)	-/++
<i>Embryo</i>			
<i>Cyperus-type</i>	+	+	-
<i>Anatomie</i>			
<i>chlorocyperoïd</i>	+/-	+	-



#### 4. Bespreking

Aangezien zowel bloeimorfologische, embryografische als anatomische kenmerken overeenstemmen met de algemene toestand zoals die in de Cypereae is gekend, kunnen we met bijna zekerheid stellen dat deze soort, dit monotypische genus in die tribus thuishoort. Ter illustratie zijn in tabel 8.8.2 de belangrijkste (min of meer) differentiërende kenmerken voor de tribus Cypereae en de rhynchosporoïde groep naast elkaar gezet en vergeleken met de situatie bij Sphaerocyperus. Ook KÜKENTHAL (1943b: 102-103), RAYMOND (1971: 586) en LYE (1972: 212) hebben een aantal kenmerken opgesomd, maar m.i. minder overzichtelijk dan wat hier wordt weergegeven.

De affiniteiten zijn dus vrij helder aangetoond, blijft nu de vraag of deze soort in Cyperus moet worden ingesloten, ofwel op generisch niveau kan worden onderscheiden. Graag wordt LYE (1972: 214) even geciteerd: "I believe Schoenus erinaceus is sufficiently different from Cyperus to be regarded as a monotypic genus on its own". Om de reden die in deze studie al vaak is aangehaald, volg ik hier deze auteur, en wordt dus Sphaerocyperus als genus behouden. Argumenten hiervoor vinden we in de uiterst armbloemige aartjes, de sterk ongelijke grootte van de glumae, de afwijkende embryokenmerken, en de voor Cyperus ongewone bloemgestelstructuur, waardoor deze soort aan de extreme rand van de variatiebreedte van Cyperus moet worden gesitueerd.

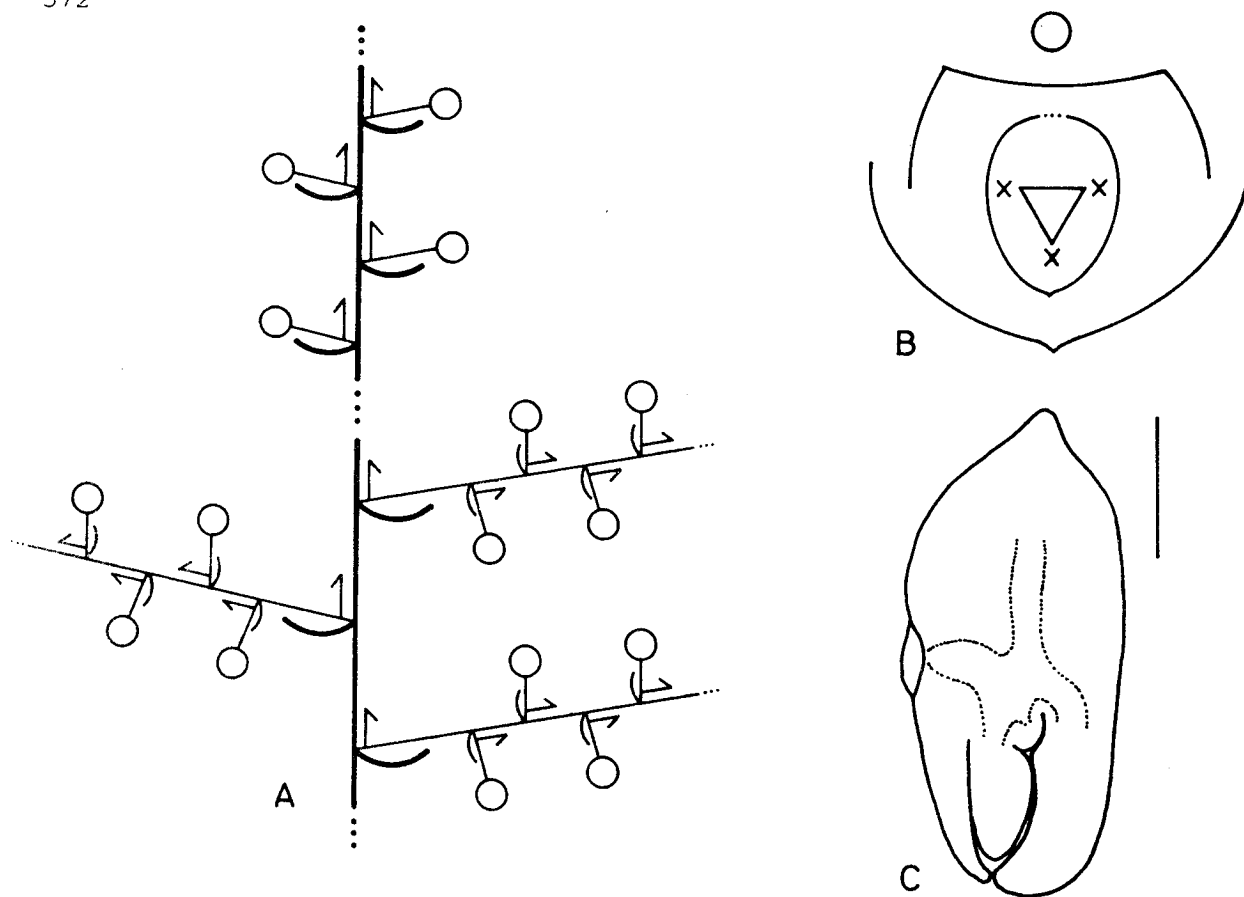


FIG. 8.8.6

*Ascopholis gamblei* C.E.C. Fischer -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. (A-C: King s.n., K).

## 8.11. Ascopholis C.E.C. Fischer

---

### 1. Taxonomie

Type: A. gamblei C.E.C. Fischer

Mijn verhaal wordt eentonig, waarde lezer... maar opnieuw gaat het hier om een monotypisch genus, dat deze keer echter door zijn auteur meteen in de goede groep werd geplaatst, ergens "inter genera Mariscum et Ascolepidem medium" (FISCHER 1931: 104), ondanks de gedeeltelijk foutieve interpretatie van de bloeistrukturen.

Merkwaardigerwijze is dit zelden verzamelde taxon door quasi alle recente auteurs op een of andere wijze over het hoofd gezien (KOYAMA 1961; VAN DER VEKEN 1965; METCALFE 1971; HOOPER 1973; RAYNAL 1973), waardoor veel additionele informatie eigenlijk ontbreekt.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Ascopholis gamblei C.E.C. Fischer

A. Bloemgestel: (GOETGHEBEUR 1977: 444) (FIG. 8.8.6)

- De eigenlijke structuur van het hoofdjesachtig bloemgestel heb ik niet kunnen analyseren, bij gebrek aan voldoende materiaal voor een dergelijk destructief onderzoek, maar vermoedelijk gaat het om een dicht samgetrokken geheel van zijassen die zich volgens een dicht NVP op de hoofdas bevinden.
- Een dergelijke zijas is opgebouwd uit een lange, slanke as waarop de aartjes (met hun axillerende bractea) spiralig staan ingeplant; de aartjes én hun bractea vallen af en laten een kenmerkend litteken achter op de zijas.
- Het aartje bestaat uit een goed ontwikkeld profyl met 2 duidelijke, laterale nerven (lichtjes gestekeld), dat over de basale helft een grotere gluma 1 omvat; deze adaxiaal gesloten (!) gluma axilleert en omhult het enige bloemetje helemaal.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+0 meeldraden, zonder glumellae, en een trimeer gynoecium.

Besluit: Ascolepis-type, maar met nog goed ontwikkelde bractea.

## B. Embryo: (FIG. 8.8.6)

- De omtrek is ellipsvormig met licht ingebogen flanken en een papilvormig uitgegroeid kotyl.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 matig, basaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - door de asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel komt de spleetvormige ks iets subbasaal te liggen, // b1.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- King s.n., 1878, India (K)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Zoals reeds vermeld, heeft FISCHER (1931 & 1933: fig. 1-8) het aartje en zijn onderdelen vrij onnauwkeurig geïnterpreteerd: de bractea hield hij voor gluma 1, het profyl voor gluma 2, en de echte gluma 1 werd omschreven als "squamella hypogyna". Verder maakt hij ook melding van de aanwezigheid -soms- van een korte "seta" (die in zijn fig. 7 evenwel lang wordt getekend!); wellicht is hier sprake van het min of meer gestrekt filament van de vierde meeldraad, die soms lateraal tot licht adaxiaal is te vinden (abaxiaal bij FISCHER!). De drie meeldraden zouden adaxiaal zijn geplaatst volgens FISCHER, wat best als een lapsus kan worden beschouwd.

B. Embryo: —

C. Vegetatieve anatomie: —

#### 4. Bespreking

Bloeimorfologie en embryotype tonen aan dat dit genus bij de Cypereae s.l. moet worden geplaatst. Helaas ontbreken anatomische gegevens (hoewel die voorspelbaar quasi zeker naar een chlorocyperoïde anatomie zullen wijzen...).

Meer preciese affiniteiten moeten worden gezocht met het Mariscus-complex (afvallende aartjes!), waaraan ook het bloemgesteltype doet denken; een vreemde zaak hierbij vormt echter de vergroeide gluma rond het bloemetje. Het is evenwel niet uit te sluiten dat ook hier weer het verschijnsel konvergentie de situatie heeft verduisterd, en meer en graag nieuwe kenmerken (vruchtwandanatomie, bouw van de siliciumlichaampjes, ontogenie van het bloemgestel,...) zullen voor meer helderheid moeten zorgen. Technisch komt de bouw van het aartje overeen met dat van Alinula, waarmee dit genus echter niet direkt is verwant; dit blijkt duidelijk uit de vegetatieve structuur die totaal verschillend is. Eerder moeten we Ascopholis zien als een gespecialiseerde zijtak van Mariscus subgenus Bulbocaulis C.B. Clarke, maar ook dit is niet meer dan een gissing...

Tabel 8.8.3 : Een vergelijking van de hooggeëvolueerde Cypereae

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Ascolepis</u></b>	<b><u>Alinula</u></b>	<b><u>Lipocarpa</u></b>	<b><u>Volkiella</u></b>
<i>Levensvorm</i>	doorlevend/eenjarig	eenjarig	doorlevend/eenjarig	eenjarig
<i>Bloemgestel</i>				
- aantal zijassen	0 - enkele	enkele	0 - enkele	enkele
- zijaren gesteeld	-	+/-	-	-
- bractee distich	-	-	-	+
<i>Bractea &lt; gluma</i>	+	+	-	-
<i>Aartjesprofyl</i>	-	+	+/-	+
<i>Gluma 1</i>				
- aanwezig	+	+	+/-	+
- open	+/-	+/-	+	+
<i>Rachilla aanwezig</i>	+/-	+/-	-	-
<i>Areaal</i>				
- Amerika	+	-	+	-
- Afrika	+++	+	+++	+
- Azië	+	-	+	-
- Australië	-	-	+	-

## 8.12. Alinula J. Raynal

---

### 1. Taxonomie

Type: A. lipocarpoides (Kük.) J. Raynal

Een soort die eerst in Tanzanië was gevonden en beschreven als Ficinia lipocarpoides Kük., werd later in geheel Oost-Afrika aangetroffen, van Ethiopië tot in zuidoostelijk Zaïre. De opname in Ficinia gebeurde op grond van een oppervlakkige gelijkenis, nl. omwille van het bezit van een soort hypogyne discuss rond de basis van het vruchtje. RAYNAL (1973: 156) wijst echter op de andere, zéér afwijkende kenmerken, zoals eenjarige, fijne habitus, chlorocyperoidie anatomie, de drie kafjes (bractea, profyl en eerste gluma van het sterk gereduceerde aartje) rond elk bloemetje. Deze plant komt hierdoor duidelijk ergens tussen Mariscus en Ascolepis te liggen, zonder goed te passen in een van beide. Als besluit richtte RAYNAL (1973: 157) bijgevolg een nieuw en monotypisch genus Aliniella op, dat helaas wegens prioriteit van Aliniella Skvortzow (Algae) enkele jaren later (RAYNAL 1977b: 43) tot Alinula moest worden omgedoopt.

Kort nadien meende SOJAK (1979: 193), die de vervanging door RAYNAL (l.c.) zelf niet had opgemerkt, een onoverwinnelijke drang te voelen om dit genus te herdopen tot Raynalia, met bijhorende combinatio. Op deze onkritische wijze van taxonomie bedrijven, nl. vanuit puur formeel nomenklatorisch standpunt, is gewezen door WILSON (1983a: 644). Verder zijn nog ongeveer gelijktijdig met Alinula twee monotypische genera voor soorten uit deze verwantschapskring gepubliceerd, Marisculus Goetgh. en Pseudolipocarpa Vorster.

Marisculus is gebaseerd op Ascolepis peteri Kük., een fijne eenjarige soort uit Oost-Afrika met een gedrongen bloemgestel van 1-enkele aren, elk opgebouwd uit een groot aantal sterk gereduceerde 1-bloemige aartjes (bractea, profyl, en -gesloten!- eerste gluma). Door de aanwezigheid van een profyl bij het aartje én bij elke laterale aar, en ook door de morfologie van gluma, vrucht en stijl hoort deze soort niet thuis in Ascolepis (GOETGHEBEUR 1977: 443-447, fig. 5).

Van het tweede genus Pseudolipocarpa Vorster is de validiteit van de publikatie wat onzeker. Deze naam is verschenen in een doctoraal proefschrift (VORSTER 1978) dat zeker niet toegankelijk was of is voor het algemeen botanisch publiek; maar daarnaast zijn gefotokopieerde illustraties van herbariumspecimens met de nieuwe namen of nieuwe combinaties en wat nota's rondgestuurd naar diverse herbaria. Een aantal resultaten uit dit proefschrift zijn achteraf elders gepubliceerd, niet echter

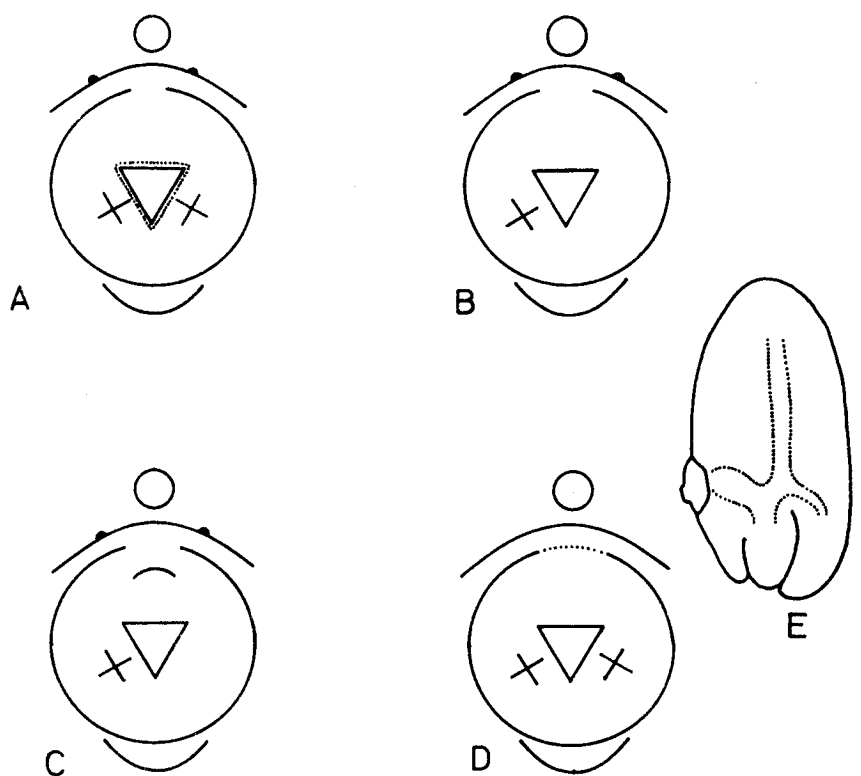


FIG. 8.8.7

Alinula lipocarphoides (Kük.) J. Raynal -A: lateraal aartje, bovenzicht. (A: Lisowski c.s. 9799, BR).

A. malawica (J. Raynal) Goetgh., comb. nov. provis. -B: id., id. (B: Robinson 4440, P).

A. paradoxa (Cherm.) Goetgh., comb. nov. provis. -C: id., id. (C: Chase 4534, BR).

A. peteri (Kük.) Goetgh., comb. nov. provis. -D: id., id. -E: embryo, sagitaal. (D-E: Mc Callum Webster C17, BR).



Pseudolipocarpa of Monandrus (genus 8.14). Pseudolipocarpa is gebaseerd op een soort, oorspronkelijk gepubliceerd als Lipocarpa paradoxa (!) Cherm., en heeft sinds haar beschrijving (CHERMEZON 1921: 425) voor heel wat hoofdbrekens gezorgd. Met haar gesteelde aren (dubbele anthela!), en gluma groter dan de aartjesbractea hoorde ze duidelijk niet thuis in Lipocarpa, en CHERMEZON (1925: 169) bracht ze dan ook onder in Mariscus vooral omdat hij toen pas het derde schubje had opgemerkt, en als de rachillarest had geïdentificeerd. Later heeft KÜKENTHAL (1936a: 525) ze natuurlijk in Cyperus geplaatst, eveneens in zijn subgenus Mariscus, maar ook daar vond ze geen duidelijke verwanten. Recent heeft LYE (1981a: 60-61) een nieuw, monotypisch subgenus Fimbricyperus Lye in Cyperus s.l. (incl. Mariscus) opgericht, precies om deze ene soort op te vangen. De bewering daarbij dat ze van Lipocarpa slechts zou verschillen door de aanwezigheid van het derde kafje (= rachillarest) rond het bloemetje is fout: evenzeer of méér essentieel zijn de verschillende verhouding bractea/gluma en de gluma- en profyltextuur.

Een vierde soort is door RAYNAL (1973: 159) beschreven als Mariscus malawicus, en lijkt bijzonder goed op A. lipocarpoides. Reeds HAINES & LYE (1983: 230) hebben Alinula als subgenus opgenomen in Cyperus, met A. lipocarpoides en M. malawicus als samenstellende soorten. Deze verwantschap kan ik alleen maar bevestigen.

## 2. Gegevens per soort

### 1) Alinula lipocarpoides (Kük.) J. Raynal

#### A. Bloemgestel: (FIG. 8.8.7)

- De hoofdas is vertakt volgens een verdicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld.
- De zijassen zijn eveneens vertakt volgens een verdicht NVP, en dragen de sterk gereduceerde aartjes, elk geaxilleerd door een kleine bractea.
- Een aartje is opgebouwd uit een klein adaxiaal profyl, en een goed ontwikkelde abaxiale eerste gluma, die een 2sl bloemetje draagt.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2 meeldraden zonder glumella en een trimeer gynoecium, dat bij rijpheid aan de basis is omgeven door een hypogyne discus.

Besluit: Ascolepis-type.

B. Embryo: nog niet bestudeerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- RAYNAL (1973: 156).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- de Wilde c.s. 8393, Ethiopië (WAG)
- Lisowski, Malaisse & Symoens 9799, Zaïre (BR)
- A. Peter 45804b, Tanzania (B)

2) Alinula malawica (J. Raynal) Goetgh., comb. nov. provis.

A. Bloemgestel: (FIG. 8.8.7)

- Zoals bij A. lipocarpoides, maar van de zijaren is het eerste internodium meestal gestrekt, en het bloemetje bezit slechts 1, laterale meeldraad, het vruchtje is bij rijpheid niet omgeven door een discus.

Besluit: Ascolepis-type.

B. Embryo: nog niet bestudeerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- RAYNAL (1973: 157, fig. 1A).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- E.A. Robinson 4440, Malawi (P, isotype)

3) Alinula paradoxa (Cherm.) Goetgh., comb. nov. provis.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.8.7)(\*A)

- Zoals bij A. malawica, maar de laterale aren zijn altijd 'gesteeld', vaak zijn laterale aren van de tweede graad aanwezig. Het aartje bevat tussen vruchtje en profyl nog een derde kafje, dat als de rachillarest moet worden gezien.

Besluit: Ascolepis-type.

## B. Embryo: nog niet bestudeerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1937: 28, sub Mariscus).
- VORSTER (1978: 80-81, fig. 3.35, sub Pseudolipocarpha).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- N.C. Chase 4534, Mozambique (BM, BR, BRLU)
- E. Coppejans 5690, Kenya (GENT)
- C. Reid 1027, Zuid-Afrika (GENT)

4) Alinula peteri (Kük.) Goetgh., comb. nov. provis.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.8.7)

- Zoals bij A. lipocarpoides, maar de gluma is adaxiaal gesloten, het bloemetje bezit 1-2 meeldraden en het gynoecium vertoont geen hypogyne discus.

Besluit: Ascolepis-type.

## B. Embryo: (GOETGHEBEUR 1977: 444, fig. 5K) (FIG. 8.8.7)

- De omtrek is ellipsvormig.
- Sagittaal: - b1 is goed en b2 niet ontwikkeld, basaal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is breed ellipsvormig, basaal gelegen door de weinig asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel.

Besluit: Cyperus-type, matig ontwikkeld.

## C. Vegetatieve anatomie:

- GOETGHEBEUR (1977: 444).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Mc Callum Webster C17, Tanzania (BR)
- J. Pawek 11081, Malawi (SRGH)
- A. Peter 34327a, 34869 & 34934a, Tanzania (B)
- E.A. Robinson 2076, Zambia (SRGH)

### 3. Bespreking

Door de chlorocyperoïde anatomie, het Cyperus-embryotype, het Ascolepis-bloemgesteltype komen deze 4 eenjarigen duidelijk in de Cypereae terecht.

Meer precies moeten we hun affiniteit wellicht zoeken bij Mariscus, waarbij ze een hooggeëvolueerd taxon voorstellen, met als kenmerk de sterk gereduceerde eenbloemige aartjes, waarbij alle delen nog als zodanig herkenbaar zijn gebleven, in tegenstelling tot de situatie bij Ascolepis waar 1) de reductie nog een stap verder is gegaan en alle profyllen zijn verdwenen, en waar 2) de specialisatie is opgedreven in de bijzondere uitgroei van de gluma (tabel 8.8.3).

We kunnen ons dit genus dus voorstellen als een zijtakje van de lijn uit Mariscus naar Ascolepis. Wat meer is, indien een brede genusopvatting wordt gehuldigd, dan kunnen zonder veel bezwaren deze 4 soorten in een Ascolepis s.l. worden opgenomen. Zelf behoud ik deze soorten in Alinula, los van Ascolepis, maar met het besef dat we hier misschien een parafyletische groep erkennen.

De 4 soorten verschillen onderling zeer duidelijk, A. paradoxo is nog meest mariscoïd, met haar tweedegraads anthela en een rachillarest, A. malawica heeft slechts een (soms) eerste-graads open bloemgestel en de rachilla is compleet verdwenen, A. peteri vertoont adaxiaal gesloten glumae, en A. lipocarphoides heeft een 'hypogyne discus' rond het rijpe vruchtje. Deze situatie is goed vergelijkbaar met wat is waargenomen bij de eenjarige Ascolepis-soorten die onderling ook zeer van elkaar verschillen, in tegenstelling tot de moeilijke soortsafbakening binnen het complex van de doorlevende A. protea-taxa (GOETGHEBEUR 1980).

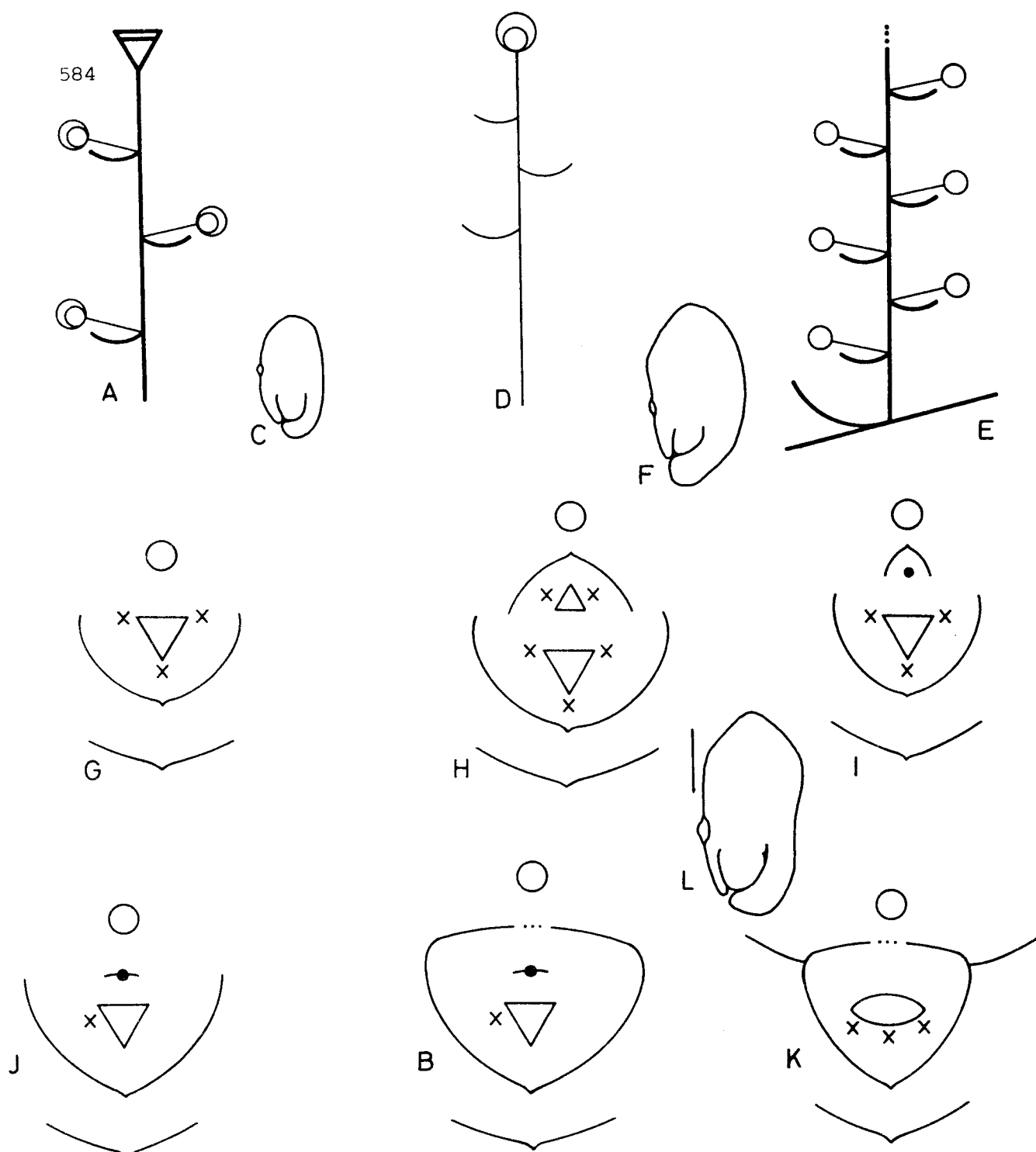


FIG. 8.8.8

*Ascolepis pusilla* Ridl. -A: bloemgestel, zijzicht. -B: aartje, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. (A-B: Welwitsch 1678, BM; C: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 42E).

*A. protea* Welw. -D: bloemgestel, zijzicht. -E: laterale aar, zijzicht. -F: embryo, sagittaal. (D-E: Chillou 523, P; F: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 42D, sub *A. eriocauloides*).

*A. protea* Welw. var. *bellidiflora* Welw. -G: aartje, bovenzicht. -H: id., atavisme met twee bloemetjes. (G-H: Becquaert 565, BR).

*A. pinguis* C.B. Clarke -I: aartje, bovenzicht. (I: Peter 38936, B).

*A. ampullacea* J. Raynal -J: aartje, bovenzicht. (J: Phipps & Vesey-FitzGerald 3233, K).

*A. capensis* (Kunth) Ridl. -K: aartje, bovenzicht. -L: embryo, sagittaal. (K: Overlaet 1281, BR; L: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 42B).

### 8.13. Ascolepis Nees ex Steudel, nom. cons.

---

#### 1. Taxonomie

Type: A. eriocauloides (Steud.) Nees ex Steud., typ. cons.

De historiek van dit genus en het verband met Platylepis Kunth, non A. Richard is reeds elders gepubliceerd (GOETGHEBEUR 1980: 269-270) en wordt hier niet meer herhaald.

Het bloemgestel van deze soorten is een mooi voorbeeld van vérgaande reductie, die evenwel herkenbaar is gebleven, en bij een logische analyse duidelijk interpreteerbaar blijft... Vooral een onnauwkeurige terminologie, gepaard met zeer slordige analyse, heeft gemaakt dat zeer uiteenlopende verklaringen voor dit type bloemgestel zijn ontworpen. Een overzicht is te vinden bij GOETGHEBEUR (1977: 436-438 & 1980: 270-271) en wordt hier evenmin herhaald.

#### 2. Algemene gegevens

A. Bloemgestel: (GOETGHEBEUR 1980: 270-271) (FIG. 8.8.8)(\*A)

- Het bloemgestel is sterk samengetrokken en hoofdjesachtig; dit hoofdje bestaat uit 1-enkele aren, waarbij de eventuele laterale aren geaxilleerd worden door spirotristisch geplaatste bracteae zonder gesloten bladschede, profyllen ontbreken evenwel!
- Een aar is opgebouwd uit een groot aantal spiralig geplaatste kleine bracteae, die elk een sterk gereduceerd aartje dragen; de as is soms slank cilindrisch, maar meestal kort en breed konisch; een terminaal aartje ontbreekt!
- Het aartje bestaat meestal uit slechts één enkele, goed ontwikkelde gluma, groter dan de bractea, maar bij enkele soorten is bovendien een rachilla-rudiment aanwezig (GOETGHEBEUR 1980: 295-296, pl. 10, fig. 11-14); het aartjesprofyl is niet ontwikkeld.
- Het 2sl bloemetje bestaat uit 1-3 (zelden meer) meeldraden en een trimeer (zelden dimeer, dorsiventraal afgeplat) gynoecium.

Besluit: Ascolepis-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 341, fig. 42,A-E)  
(FIG. 8.8.8)

- De omtrek is min of meer ellipsvormig, met licht ingebogen flanken en spits kotyl.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 zwak of niet, basaal gericht;  
- wk is goed tot matig ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - door de asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel is de spleetvormige ks subbasaal zichtbaar, // b1.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 562-563).
- PFEIFFER (1927a: 127).
- CHERMEZON (1937: 169).
- METCALFE (1971: 79-82, fig. 11).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- A. ampullacea J. Raynal:  
Phipps & Vesey-FitzGerald 3233, Zambia (K)
- A. brasiliensis (Kunth) Benth. ex C.B. Clarke:  
Hassler 1501, Paraguay (BM)  
Hildebrandt 4017, Madagascar (BM)
- A. capensis (Kunth) Ridl.:  
J. de Wilde c.s. 6846, Ethiopië (WAG)  
Geerling & Bokdam 1260, Ivoorkust (WAG)  
Overlaet 1281, Zaïre (BR)
- A. dipsacoides (Schumach.) J. Raynal:  
Hepper 3903, Nigeria (WAG)
- A. eriocauloides (Steud.) Nees ex Steud.:  
J. de Wilde c.s. 7487, Ethiopië (WAG)  
Schimper 1195, *ibid.* (BM)
- A. hemisphaerica Peter ex Goetgh.:  
A. Peter 38250, Burundi (B)
- A. majestuosa P. Duvign. & G. Léonard:  
Symoens c.s. 14, Zaïre (BR)
- A. pinguis C.B. Clarke: A. Peter 38936, Tanzanië (B)
- A. pusilla Ridl.:  
Exell & Mendonça 1935, Angola (BM)  
F. Welwitsch 1678, *ibid.* (BM)



### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Twee gevallen zijn bekend van Ascolepis-soorten (met normaal 1-bloemige aartjes) die in een atavistische reflex aartjes met 2 distiche, goed ontwikkelde glumae en bijhorende bloemetjes hebben gevormd (PALLA 1905a: 321-322, Taf. 14, fig. 4; GOETGHEBEUR 1977: 437, fig. 1).

#### B. Embryo:

- JUGUET (1970a: 272-276, 284-285, pl. 1-2) heeft de embryogenese van A. capensis (Kunth) Ridl. gevolgd en kon vaststellen dat deze heel sterk lijkt op die van Cyperus fuscus L., en aan de andere kant sterk verschilt van die van de soorten uit de Scirpeae.
- De soorten van het subgenus Platylepis Oteng-Yeboah bezitten een embryo dat licht afwijkt van de andere, door de (zwakke) ontwikkeling van een b2; dit verschil, samen met de andere vermeld in OTENG-YEBOAH (1977a) rechtvaardigt wellicht de toegekende status aan dit taxon.

#### C. Vegetatieve anatomie: —

## 4. Bespreking

Eén besluit dringt zich naar voor, uit de bloeimorfologische, embryografische en anatomische gegevens: Ascolepis behoort ongetwijfeld tot een groep van hooggespecialiseerde taxa in de Cypereae (GOETGHEBEUR 1977: 436-438) (tabel 8.8.3).

De preciese affiniteit binnen deze groep zijn minder duidelijk, en meer gegevens zijn nodig om aan dit probleem een oplossing te verschaffen. RAYNAL (1973: 169, pl. 8) veronderstelt een evolutie uit het Mariscus-complex, maar daarbij staat een probleem in de weg, nl. het feit dat het rachilla-rudiment bij Ascolepis heel vaak op de aar-as blijft vastzitten, ook na het afvallen van bractea, gluma en vruchtje, terwijl net een afvallende rachilla het mariscoid kenmerk bij uitstek is...

Ook over de homogeniteit van het genus zelf bestaan vragen, gezien de eerder verbazende diversiteit in de gluma-struktuur (GOETGHEBEUR 1980: 301-392). Het lijkt erop alsof Ascolepis in zich een aantal soorten verenigt, die langs verschillende, onafhankelijk van elkaar opgetreden evolutielijnen, tenslotte eenzelfde bouwplan van het aartje hebben bereikt. Of deze soorten zich inderdaad konvergent hebben ontwikkeld, kan ik niet met zekerheid beantwoorden, maar een belangrijke indicatie wordt toch gevormd door de waargenomen diversiteit inzake bouw van het bloemgestel, van de rachilla en van de gluma. Zolang geen nieuwe gegevens beschikbaar komen, zal deze vraag vermoedelijk niet kunnen worden opgelost. Mogelijks zal de studie van de vruchtwand of de ontogenese van het bloemgestel de vereiste informatie opleveren om een eventuele reorganisatie op genusniveau door te voeren.

### 8.14. Monandrus P. Vorster, gen. nov. provis.

---

#### 1. Taxonomie

Type: M. squarrosus (L.) Vorster

Voorgesteld in een doktoraal proefschrift (VORSTER 1978: 322) is dit nieuwe genus nog niet effectief gepubliceerd. Deze naam was eigenlijk als voorlopig te beschouwen, in afwachting van een definitieve uitspraak en publikatie, na de controle van enige ontbrekende gegevens (VORSTER 1985, in litt.).

Op een nuttige wijze kan hier VORSTER (1978: 363) worden geciteerd: "The new generic name Monandrus is established for plants which were already in the past placed in a separate genus, but for which no legitimate generic name was hitherto available". In BENTHAM (1881a: 362) en RAYNAL (1966: 588) werd deze situatie reeds uiteengezet. Voor deze kleine groep van eenjarige soorten uit halfwoestijngebieden is vaak de naam Dichostylis Lestib. toegepast (NEES 1834a: 289; PALLA 1889: 294-296 & 1905a: 323; KERN 1952: 119; KOYAMA 1977: 153), maar ten onrechte! Waar LESTIBOUDOIS (1819: 39-40) deze naam had bedoeld voor toenmalige Isolepis-soorten met 2-takkige stijl, heeft NEES (l.c.) dit toegepast op Cyperus michelianus (L.) Link en verwanten. Daarenboven heeft LESTIBOUDOIS (l.c.) Echinolytrum Desv. expliciet in de synonymie opgenomen, waardoor 1) Dichostylis als genusnaam illegitiem is, en 2) Dichostylis als naam voor een infragenerisch taxon ook door Echinolytrum dipsaceum (Rottb.) Desv. blijft getypifieerd, wat bijgevolg binnen Cyperus zinloos is, deze soort behoort nl. duidelijk tot Fimbristylis, als F. dipsacea (Rottb.) C.B. Clarke.

Een korrekte en ook veel gebruikte naam, Cyperus sectio Aristati Kunth is evenwel beschikbaar, en RAYNAL (1966: 588) houdt het daarbij, zolang de tribus als geheel niet aan een revisie is onderworpen. VORSTER (1978) heeft onlangs een -grondige- regionale studie van Mariscus s.l. doorgevoerd. Hij heeft daaruit kunnen of moeten besluiten dat deze soorten, die inderdaad soms bij of in Mariscus worden aan- of ingesloten (KÜKENTHAL 1936a: 502-506; PODLECH 1960: 523), daar bij de aangenomen omschrijving niet in thuishoren. Niettemin wordt in zijn werk toegegeven dat de soorten die Monandrus samenstellen, heterogeen zijn inzake sommige kenmerken, zoals vruchtwandversiering (VORSTER 1978: 356).

## 2. Gegevens per soort

1) Monandrus hamulosus (M.Bieb.) Vorster, **comb. nov. provis.**

## A. Bloemgestel:

- De hoofdas vertakt volgens een min of meer dicht NVP, de bracteae zijn open, profyllen zijn alle goed ontwikkeld; de zijassen herhalen het patroon van de hoofdas, maar hun eerste internodium is meestal gestrekt.
- Een aartje is opgebouwd uit een aantal spiralig (spirodistich?) geplaatste glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 1 laterale meeldraad zonder glumella, en een trimeer gynoecium.

Besluit: Cyperus-type, maar spiralig geplaatste glumae.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 296, fig. 32H, sub Cyperus)

- De omtrek is ellipsvormig, met licht ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is goed, b2 weinig ontwikkeld, basaal.
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, subbasaal waarneembaar door de sterk asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, // b1.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PALLA (1889: 295, sub Dichostylis).
- RIKLI (1895: 565, id.).
- VORSTER (1978: 83-86, fig. 3.35).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J. De Brucker 4Pa, Roemenië (GENT)
- H. Merxmüller & W. Giess 1938, Namibië (BR)
- V. Stribrny s.n., 1896, Bulgarije (BR)

2) Monandrus maderaspatanus (Willd.) Goetgh., comb. nov. provis.

A. Bloemgestel:

- Zoals bij M. hamulosus.
- Het eerste internodium van de zijassen is meestal niet tot weinig gestrekt.
- De aren zijn meestal wat ijler, met minder dicht opeen staande en een geringer aantal aartjes.
- De glumae staan perfect distich.

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 296, fig. 32H, sub Cyperus squarrosus L.)

- Zoals bij M. hamulosus, maar de omtrek is breder ellipsvormig, en wat asymmetrisch door de bolle zijde met wk.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1937: 40, sub Mariscus squarrosus).
- DRUYTS-VOETS (1970: 36, sub Cyperus squarrosus).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- P. Goetghebeur 5184, Kameroen (GENT)
- M. Reekmans 7352, Burundi (GENT)
- M. Reekmans 7691, ibid. (GENT)
- M. Reekmans 9909, ibid. (GENT)
- L. Van Meel 1477, Zaïre (BR)

3) Monandrus squarrosus (L.) Vorster, comb. nov. provis.

## A. Bloemgestel: (\*A)

- Zoals bij M. hamulosus, maar de glumae staan netjes distich.

Besluit: Cyperus-type.

## B. Embryo: nog niet bestudeerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- D'ALMEIDA & RAMASWAMY (1948), cit. in METCALFE (1971: 384, sub Mariscus aristatus).
- GOVINDARAJALU (1974: 260-261, sub Mariscus).
- VORSTER (1978: 83-86, fig. 3.35).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- E. Coppejans 594, Namibië (GENT)
- K. De Smet 77-61, Bourkina Fasso (GENT)
- P. Goetghebeur 5168, Kameroen (GENT)
- P.R. Guy 2415, Zimbabwe (GENT)
- A. Kneucker, Cyp. Exs. 236, USA (GENT)
- J. Kornas 3383, Zambia (GENT)
- S. Lisowski 502, Zaïre (GENT)
- C. Reid 478, Zuid-Afrika (GENT)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Bij Cyperus michelianus (L.) Link en de verwante Cyperus pygmaeus Rottb. wordt een habitueel verschillend bloemgestel aangetroffen, nl. sterk hoofdjesachtig gedrongen, de aartjes zeer dicht opeen, zonder de voor de andere soorten 'stralende aren'. Verder zijn ook de vruchtjes verschillend gebouwd, met hier opvallend uitgegroeide epidermiscellen die het vruchtje als een hyaliene laag omhullen. Door KÜKENTHAL (1936a: 308-315) worden ze trouwens niet met M. hamulosus etc. in dezelfde sectio van zijn Cyperus s.l. geplaatst; ze komen nl. in de sectio Dichostylis (P. Beauv.) Baillon, terwijl M. hamulosus etc. een onderdeel van de (eveneens) heterogene sectio Aristati Kunth vormen. Ook bij HAINES & LYE (1983: 262-263, 253-254) komen ze in verschillende onderdelen van Cyperus s.l. terecht, resp. subgenus Xerocyperus Lye en subgenus Aristomariscus Lye, beide ook duidelijk heterogene groepjes. Slechts door RAYNAL (1966: 588) worden ze expliciet verenigd tot een sectio Aristati Kunth s.l.
- Bij M. squarrosus is herhaaldelijk vastgesteld dat de glumae voor de geruime tijd aanblijvende rachilla kunnen afvallen. Dit houdt misschien verband met de fenologie van de plant op het ogenblik van verzameling. Dit probleem vergt enig experimenteel onderzoek...
- In verband met dit afvallen noteert VORSTER (1978: 323): "spikelets... deciduous between 2nd and 3rd glumes..." en de "laagste twee glumae" ziet hij als "leeg". Opnieuw toont deze interpretatie het gebrek aan inzicht in de vertakingsstructuur bij Cyperaceae, deze "eerste gluma" = bractea, de "tweede gluma" = profyl, de "derde gluma" = eerste gewone gluma.

## B. Embryo:

- Ook embryografisch verschilt C. michelianus van Monandrus, door zijn embryo zonder b2, met weinig asymmetrisch koleoptiel en met zuiver basale ks.

## C. Vegetatieve anatomie:

- Over het anatomietype van M. squarrosus etc. zijn de meeste auteurs het eens, maar bij GOVINDARAJALU (1974: 260-261, fig. 6C, 8E) vinden we toch enige merkwaardige waarnemingen: de vaatbundelscheden vertonen een eucyperoïde rangschikking, en het chlorenchym is niet radiaal rond de vaatbundels geordend. Een verklaring hiervoor is niet meteen te geven, maar wellicht gaat het om een (of meerdere?) foutief gedetermineerd specimen, een in deze groep frekwent voorkomend euvel door de oppervlakkige gelijkenis met diverse Cyperus-soorten.

## 4. Bespreking

Indien we dit genus beperken tot de enkele soorten door VORSTER (1978: 324) vermeld (met bijvoeging van 1-enkele extra-Zuidafrikaanse), dan lijkt zich een homogene eenheid te presenteren die zich wellicht op genusniveau laat afscheiden door de volgende kenmerkenkombinatie:

- eenjarigheid,
- bloemgestel een anthela van aren van aartjes,
- aartje boven het profyl als een geheel afvallend,
- gluma met min of meer teruggekromde mucro,
- bloemetje met 1 meeldraad,
- embryo met b2, sterk asymmetrisch ontwikkeld koleoptiel en subbasale ks,
- chlorocyperoïde anatomie,
- een sterke geur van fenegriek (bij alle soorten?).

We kunnen Monandrus best zien als een met Mariscus parallelle zijtak uit chlorocyperoïde voorouders, maar de preciese afsplitsingsplaats kan nu nog niet met zekerheid worden aangetoond. Enige Cyperi met teruggekromde glumatoppen zijn wellicht als konvergente vormen te beschouwen, maar ook dat is niet absoluut te stellen. Nog een andere merkwaardige parallelle (?) ontwikkeling is opgemerkt bij Queenslandiella en Courtoisina (in mindere mate), die ook deze zeer merkwaardige fenegriekgeur vertonen: hier lijkt zich dus een chemotaxonomisch probleempje te stellen, waarbij de morfosystematische gegevens niet helemaal met het biochemisch patroon overeenkomen.



## 8.15. Pycreus P. Beauv.

---

### 1. Taxonomie

Type: P. polystachyos (Rottb.) P. Beauv.

Pycreus stelt een belangrijke groep soorten voor, met een concentratie in tropisch Afrika, waaruit dit genus reeds vroeg was beschreven en bekend geraakt. In feite gaat het om Cyperus s.l.-soorten, maar die konstant van Cyperus s.s. verschillen door hun min of meer lateraal afgeplat dimeer gynoecium, en de bijgevolg meestal slanke, afgeplatte aartjes waardoor het bloemgestel dan weer vaak een zeer sierlijke vorm heeft aangenomen.

Met wisselend sukses heeft dit genus zich weten te handhaven, vroeger werd het vaak in Cyperus ingesloten (als subgenus of als 'groep' van sectiones), recent meestal als zelfstandig genus. Voor zover mij bekend hebben alleen TURRILL (1922: 123) en KÜKENTHAL (1935: 36, 38) min of meer expliciet beweerd dat Pycreus in oorsprong polyfyletisch zou zijn, iets wat door alle andere auteurs min of meer duidelijk wordt tegengesproken (vb. RAYNAL 1973: 164-165).

Volledigheidshalve moeten hier nog twee namen worden vermeld van genera beschreven door Rafinesque, Torreya en Distimus, elk gebaseerd op een aantal Pycreus-soorten. Het eerste is een 1 jaar jonger homonym van Torreya Rafinesque (sic! Lamiaaceae), en daarenboven is er Torreya Arnott (Taxaceae), nom. cons.; het tweede is jonger dan Pycreus, en kan dus eventueel als nominifer voor een infragenerisch taxon worden gebruikt.

### 2. Algemene gegevens

#### A. Bloemgestel: (\*A)

- Hoofd- en zijassen zijn vertakt volgens een (meestal) matig verdicht NVP; de bracteae zijn open, en profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld. De lagere zijassen bezitten vaak een gestrekt eerste internodium, waardoor het bloemgestel dan een antheloïde vorm vertoont; elke zijas draagt in principe een open tot wat verdichte aar.

- Een aartje is opgebouwd uit een (groot) aantal distiche glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 1-3 meeldraden zonder glumellae en een min of meer lateraal afgeplat, dimeer gynoecium.

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 292-298 p.p., fig. 31 p.p.)

- De omtrek is langwerpig ellipsvormig tot obtrullaat, met ingebogen flanken en vaak vrij spits kotyl.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed en b2 matig tot goed ontwikkeld, basaal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig tot smal ellipsvormig; ze is subbasaal tot basaal gelegen, door de al of niet sterk asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, en ligt // b1.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 563-564 p.p., sub Chlorocyperus).
- PFEIFFER (1927a: 113-114, fig. 116-117).
- CHERMEZON (1937: 43).
- METCALFE (1971: 410-416, fig. 57).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).
- GOVINDARAJALU (1978: sub Cyperus subgenus Pycreus).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- P. aethiops Ridl.: J. Bokdam 2894, Ivoorkust (GENT)  
H.M. Richards 15464, Zambia (GENT)
- P. atribulbus (Kük.) Napper:  
C. Reid 1029, Zuid-Afrika (GENT)

- P. betschuanus (Böck.) C.B. Clarke:  
C. Reid 794, Zuid-Afrika (GENT)
- P. capillifolius (A. Rich.) C.B. Clarke:  
H.M. Richards 12696, Zambia (GENT)  
E.A. Robinson 4334, *ibid.* (GENT)  
C. Vanden Berghen 2838, Senegal (GENT)
- P. chrysanthus (Böck.) C.B. Clarke:  
C. Reid 781, Zuid-Afrika (GENT)
- P. cimicinus (Presl) Pfeiffer:  
C. Reid 605, Zuid-Afrika (GENT)
- P. elegantulus (Steud.) C.B. Clarke:  
A. Caljon 2109, Burundi (GENT)  
P. Goetghebeur 5033, Kameroen (GENT)
- P. intactus (Vahl) J. Raynal:  
C. Reid 559, Zuid-Afrika (GENT)  
C. Reid 582, *ibid.* (GENT)  
C. Vanden Berghen 2554, Senegal (GENT)
- P. longistolon (Peter & Kük.) Napper:  
E.A. Robinson 4906, Zambia (GENT)
- P. macranthus C.B. Clarke:  
J. Kornas 2748, Zambia (GENT)  
C. Reid 761, Zuid-Afrika (GENT)
- P. macrostachyos (Lam.) J. Raynal:  
K. De Smet 77-41, Bourkina Fasso (GENT)  
H.M. Richards 15463, Zambia (GENT)
- P. melanacme Nelmes: F. Malaisse 9517, Zaïre (GENT)  
H.M. Richards 8409, Zambia (GENT)  
H.M. Richards 10853, *ibid.* (GENT)
- P. mundtii Nees:  
P. Goetghebeur 4495, Zuid-Afrika (GENT)  
J. Kornas 4043, Zambia (GENT)
- P. muricatus (Kük.) Napper:  
N.K.B. Robson 1157, Zambia (GENT)
- P. nitidus (Lam.) J. Raynal:  
H.M. Richards 7906, Tanzania (GENT)  
H.M. Richards 15936, Zambia (GENT)
- P. oakfortensis C.B. Clarke:  
C. Reid 807, Zuid-Afrika (GENT)
- P. pelophilus (Ridl.) C.B. Clarke:  
B.D. Burt 3716, Tanzania (GENT)  
J. Kornas 3345, Zambia (GENT)
- P. permutatus (Böck.) Napper:  
M. Reekmans 4796, Burundi (GENT)
- P. pumilus (L.) Nees:  
P. Goetghebeur 4990, Kameroen (GENT)  
G. Jackson 3-31072, Nigeria (GENT)  
C. Reid 1034, Zuid-Afrika (GENT)
- P. reductus Cherm.: A. Dhont 11, Madagascar (GENT)
- P. sanguineosquamatus Van der Veken:  
Malaisse & Goetghebeur 369, Zaïre (GENT)  
F. Malaisse 11549, Zaïre (GENT)
- P. segmentatus C.B. Clarke:  
H.M. Richards 7132, Tanzania (GENT)  
E.A. Robinson 4756, *ibid.* (GENT)

- *P. smithianus* (Ridl.) C.B. Clarke:
  - H.M. Richards 12654, Zambia (GENT)
  - J.J. Symoens 4919, Zaïre (GENT)
- *P. subtrigonus* C.B. Clarke: Hens C182, Zaïre (BR)  
Hens A251, ibid. (BR)
- *P. unioloides* (R.Br.) Urban:
  - H.M. Richards 8532, Tanzania (GENT)
  - H.M. Richards 11104, Zambia (GENT)
  - H.M. Richards 13830, Tanzania (GENT)
- *P. vicinus* Cherm.: A. Dhont 4, Madagascar (GENT)
- *P. xantholepis* Nelmes:
  - E.A. Robinson 4445, Malawi (GENT)
  - E.A. Robinson 4991, Zambia (GENT)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Bijna alle soorten vertonen het typisch chlorocyperoïde bloemgestel, d.w.z. een anthela met een terminale aar, en waarvan de zijassen een gestrekt eerste internodium bezitten met dan eveneens een aar; deze aren zijn opgebouwd uit een aantal open spiralig langs de aaras verspreide aartjes. In enkele gevallen is het bloemgestel hoofdjesvormig verdicht en vaak pseudolateraal, maar zelfs dan zijn nog korte zijassen met spicaat geplaatste aartjes merkbaar. Slechts in zeer verarmde vormen van dergelijke bloemgestellen (tot 1 enkel aartje!) is de spicate plaatsing niet meer terug te vinden (*P. betschuanus*, *P. capillifolius*, *P. melanacme*, *P. reductus*, *P. sanguineosquamatus*).
- Bij *P. subtrigonus* is het vruchtje, zoals de naam reeds suggereert, op dwarse doorsnede enigszins driekantig, met de derde (en wat smallere) vlakke zijde naar de rachilla gekeerd. Nochtans zijn steeds slechts 2 stijltakken bij deze soort waargenomen. Wellicht is dit dus een secundaire vervorming, net zoals bij diverse andere *Pycrei* het vruchtje vrijwel rolrond wordt op doorsnede.

#### B. Embryo: —

## C. Vegetatieve anatomie:

- Net zoals Kyllinga bladanatomisch afwijkt van Cyperus s.s., is ook voor Pycreus (althans bij de bestudeerde soorten) een anatomische merkwaardigheid waargenomen: in het blad vertonen de vaatbundels een uitgesproken neiging om zich over 2 rijen te verdelen (METCALFE 1971: 51).

## 4. Bespreking

Wat geldt voor Kyllinga is eveneens hier van toepassing. Pycreus omsluit dus een groep soorten, die goed op Cyperus lijken en er nauw mee zijn verwant, maar zich door een kenmerken-syndroom laten onderscheiden. Twee vragen dringen zich op, nl. zijn deze kermerken voldoende om een onderscheid op generisch niveau te verrechtvaardigen, en ten tweede, zo ja, gaat het om een synapomorfie (een eenmalig voorgekomen ontwikkeling), of: is Pycreus monofyletisch (in de strikte zin van het woord)?

Zoals uit de mening van de meeste recente auteurs blijkt, lijkt het verantwoord om op beide vragen bevestigend te antwoorden, want "this is the most natural and the most easily separable subgenus of all in Cyperus" (CLARKE 1894: 36). De mogelijke lichte twijfel weegt m.i. niet op tegen het grote voordeel om de Pycreus-soorten herkenbaar te houden door ze niet in de Cyperus-poel te verdrinken. Zo wijst bvb. RAYNAL (1977d: 401) er op dat de soorten van Pycreus sectio Rhizomatosi (Kük.) Cherm. door hun glumae goed op bepaalde Cyperus of Mariscus lijken, volgens deze auteur te wijten aan convergentie! Daar 'Mariscus' zelf wellicht polyfyletisch is ontstaan uit Cyperus, is het bijgevolg niet zo verwonderlijk dat sommige Pycreus-soorten -die tenslotte ook uit Cyperus voortkomen- in een bepaald opzicht gaan lijken op enige Mariscus-soorten. Ook KÜKENTHAL (1935: 36, 38) wijst op een volgens hem waarschijnlijke ontwikkeling van de sectiones Rhizomatosi Kük., Albomarginati Kük. en Pumili Kük. uit de resp. Cyperus-sectiones Amabiles C.B. Clarke, Proceri Kunth of Compressi Kunth en "Dichostylis". Zelf heb ik een nog onvoldoende kennis en overzicht van deze groep om me hierover uit te spreken, maar m.i. zijn convergente ontwikkelingen ook hier niet uit te sluiten.

Als argument tegen de erkenning als genus wordt vaak de Juncellus-situatie aangehaald, maar m.i. wordt dit probleem ten onrechte met Pycreus vergeleken. Voor meer details wordt verwezen naar de bespreking bij Juncellus, RAYNAL (1973: 164-164-165), en hier in dit werk sub 2C.



## 8.16. Queenslandiella Domin

---

### 1. Taxonomie

Type: Q. mira Domin, nom. illeg. (= Q. hyalina (Vahl) Ballard)

Door DOMIN (1915: 415-416) werd in een floristisch werk voor een specimen uit Queensland, dat deze auteur als een verwant van Pycneus herkende, een nieuw en monotypisch genus opgericht. Enkele jaren later heeft CHERMEZON (1919a) deze publikatie begrijpelijkerwijze over het hoofd gezien, en dezelfde soort -uit Madagascar!- opnieuw beschreven als Mariscopsis suaveolens Cherm., eveneens in een nieuw en monotypisch genus.

Na deze dubbele start werd het meer ernstige zoekwerk verricht door BALLARD (1932 & 1933) die uit de disjunkte verspreiding vermoedde dat het om een reeds bekende en beschreven soort zou gaan; inderdaad stelde hij de synonymie met Cyperus hyalinus Vahl vast, en bijgevolg werden de nodige comb. nov. gemaakt, eerst in Mariscopsis, en nadien in Queenslandiella.

Uit de besprekingen bij deze diverse auteurs blijkt dat ze meestal met Kyllinga in verband is gebracht, omwille van de gekielde glumae, die alle samen met de rijpe vruchtjes én de rachilla afvallen. Niet in overeenstemming hiermee is evenwel het duidelijk open bloemgestel en de veelbloemige aartjes.

Vollediger en uit taxonomisch oogpunt interessante synoniemlijsten worden door KÜKENTHAL (1936a: 498-499) en KOYAMA (1977: 161) gegeven, waarbij deze soort resp. in Cyperus en Kyllinga is ondergebracht. Zelfs bij insluiting in Cyperus wordt ze meestal in een eigen sectio of subgenus gehouden (KERN 1974: 654-655; GOVINDARAJALU 1975a; HAINES & LYE 1983: 292).

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Queenslandiella hyalina (Vahl) Ballard

##### A. Bloemgestel:

- De hoofdas is vertakt volgens een matig verdicht NVP; de bracteae zijn open en profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld.

- De zijassen herhalen het patroon van de hoofdas, maar hun eerste internodium is gestrekt, zodat het geheel een anthela vormt, elke as met een terminale, ijle aar van aartjes.
- Een aartje is opgebouwd uit een 8-tal distiche glumae, elk met een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2 meeldraden en een di-meer lateraal afgeplat gynoecium.

Besluit: Cyperus-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 298, fig. 32B, sub Cyperus)

- De omtrek is ellipsvormig, met ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed en b2 weinig ontwikkeld, basaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, basaal waarneembaar, // b1.

Besluit: Cyperus-type, matig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927: 113-114, sub Pycneus).
- CHERMEZON (1937: 16).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).
- RAYNAL (1973: pl. 8).
- GOVINDARAJALU (1975a: 189).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- W. Backer 27180, Timor (L)
- J.H. Kern 7888, Java (L)
- S.J. van Ooststroom 13596 (BR)



## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Door de veelbloemige aartjes met afvallende rachilla werd deze soort in Mariscus geplaatst, door de lateraal afgeplatte, veelbloemige aartjes in Pycneus, door de vorm en de nervatuur van de glumae bij Kyllinga, maar geen van deze genera is werkelijk passend, omwille van resp. het dimeer gynoecium, de afvallende rachilla, het open anthelate bloemgestel.
- DOMIN (1915: 415-416) beschrijft de afvallende rachilla die afbreekt boven de twee basale, blijvende "glumae", waarmee natuurlijk de bractea en het profyl worden bedoeld. Deze fout is en wordt nog herhaaldelijk gemaakt door auteurs die minder goed met de structuur van de cyperoïde aartjes zijn vertrouwd.
- Met de argumenten van KOYAMA (1977: 161) om deze soort in Kyllinga ("from which it slightly deviates in having open inflorescences and in the spikelets of which nearly all the glumes are fruit-bearing") in te sluiten kan ik me niet akkoord verklaren. De gelijkenis met "K. transitoria" (= K. pulchella Kunth) is onbestaande (vgl. GOVINDARAJALU 1975a: fig. 3) en veelbloemige aartjes zijn wel in andere Cyperaceae-genera bekend, niet echter in Kyllinga. Verder verliest Koyama ook andere elementen uit het oog (embryografie, anatomie,...).

## B. Embryo:

- Omwille van de embryografische gelijkenis, brengt VAN DER VEKEN (1965: 298, fig. 32C) een tweede soort, Cyperus soyauxii Böck. met de hoger beschreven soort in verband. Op zichzelf is dit een eerder zwak argument, vermits nog andere Cyperus-soorten een goed gelijkend embryotype bezitten (met de bijzondere bl-vorm en gekielde koleoptiellip), zoals af te leiden valt uit zijn fig. 29H, 29L, 32T. Echter, ook bij KÜKENTHAL (1936a: 496-497) bevindt deze soort zich in dezelfde sectio als Cyperus hyalinus Vahl, hoewel ze hiervan verschilt door de veel dichtere aartjesgroepen, en vooral het trimere gynoecium. De aartjes vallen wel als geheel af, en de glumae lijken iets op die van Queenslandiella, maar toch bieden deze kenmerken onvoldoende grond om deze twee soorten generisch te verenigen.

## C. Vegetatieve anatomie:

- Een hele reeks bijzondere details, waardoor deze soort van de andere Cypereae verschilt, worden opgesomd door GOVINDARAJALU (1975a: 191-192) waaruit we vooral kunnen onthouden dat radiaal chlorenchym in de stengel ontbreekt, en de vaatbundelschede daar eenlagig en sklerenchymatisch zou zijn.

## 4. Bespreking

De combinatie van een Cyperus-bloemgesteltype, Cyperus-embryotype en chlorocyperoïde anatomie wijst opnieuw overduidelijk naar een verwantschap van dit taxon met de Cypereae, die trouwens nooit is betwist.

Binnen de Cypereae zijn nogal wat affiniteiten vermeld, telkens geargumenteerde door bepaalde gelijkenissen met die resp. genera, zoals Cyperus, Pycreus, Mariscus en Kyllinga. Er is voldoende aangetoond dat deze soort niettemin van elk genus in meer dan een opzicht verschilt (CHERMEZON 1919a: 60; BALLARD 1932: 458; GOVINDARAJALU 1975a: 191-194), en dat ze minstens dezelfde rang als Pycreus, Kyllinga, etc. moet krijgen. Aangezien nu deze laatste hier inderdaad op genusniveau worden onderscheiden, krijgt ook Queenslandiella generische erkenning.

Met de plaats, haar toegekend door RAYNAL (1973: pl. 8), als zijtakje op de weg van Pycreus naar Kyllinga, ga ik akkoord om die als de meest aannemelijke te beschouwen: de affiniteiten met Kyllinga zijn meer uitgesproken dan die met Pycreus. Dit is bvb. aan de glumanervatuur duidelijk te merken, Kyllinga en Queenslandiella bezitten glumae met verspreide, vaak zware nerven, terwijl bij Pycreus slechts drie, vaak fijne nerven dicht centraal bijeen worden waargenomen.

## 8.17. Kyllinga Rottb., nom. cons.

---

### 1. Taxonomie

Type: K. nemoralis (J.R. & G. Forster) Dandy ex Hutch. et Dalz., typ. cons.

Sedert de oprichting in 1773 zijn heel wat orthografische varianten van deze naam verschenen (zie PFEIFFER 1929b: 93). Door de conservering echter t.o.v. Kyllinga Adanson, zijn de ev. problemen hieromtrent weggevallen en is de oorspronkelijke schrijfwijze als enige korrekte aanvaard. Enkele jongere namen van monotypische genera, gebaseerd op een Kyllinga-soort zijn gepubliceerd, nl. Thryocephalon J., R. et G. Forster, Hedychloe Rafinesque en Lyprolepis Steud. Deze kunnen echter zonder enig probleem teruggebracht worden tot Kyllinga.

Veel betwisting over de systematische positie is er eigenlijk niet geweest. Altijd is de nauwste affiniteit met Cyperus s.l. erkend, hetzij naast Cyperus, zeer zelden in een eigen tribus Kyllingieae (CHERMEZON 1937: 5) of gewoonlijk in de Cypereae, hetzij opgenomen in deze Cyperus s.l. Nochtans moet worden opgemerkt dat ook tegenstanders van een opgesplitst genus Cyperus, Kyllinga niettemin als subgenus blijven aanvaarden (o.a. KERN 1952: 128 & 1974: 653; HAINES & LYE 1983: 224)). Ook LYE die bvb. Mariscus niet als genus kan aanvaarden, houdt niettemin Kyllinga generisch gescheiden (LYE 1972 & 1982). Ook TUCKER (1983: 5) die Pycneus, Torulinium, Juncellus als subgenera van een Cyperus s.l. beschouwt, houdt Kyllinga generisch afgescheiden, wegens de "two-scaled, one-flowered spikelets" en de "dense, sessile spikes", waarmee evenwel niet de gehele variabiliteit wordt weergegeven...

### 2. Algemene gegevens

#### A. Bloemgestel: (\*A)

- De hoofdas is al of niet vertakt, volgens een dicht NVP; de bracteae bezitten geen gesloten bladschede, ev. profyllen zijn aanwezig en goed ontwikkeld.

## 8.17. Kyllinga

- Hoofd- en ev. zijassen (zonder gestrekt eerste internodium!) dragen een groot aantal dicht (zelden ijl) spiraalig ingeplante aartjes, elk in de oksel van een bractea op de meestal wat verdikte rachis.
- Een aartje is opgebouwd uit een adaxiaal profyl, en dan een wisselend aantal (2-5) distich geplaatste glumae, waarvan vaak alleen de laagste 1-2 een 2sl bloemetje dragen.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2-3 meeldraden zonder glumellae, die een dimeer, lateraal (!) afgeplat gynoeceum omringen.

Besluit: Cyperus-type, met matig tot sterk gereduceerde aartjes.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 292-296 p.p., fig. 32 p.p., sub Cyperus; PADHYE 1971: fig. 53)

- De omtrek is smal ellipsvormig tot min of meer uitgesproken obtrullaat; het embryo is afgeplat, konform aan de ligging in het dimeer ovarium.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed en b2 weinig tot matig ontwikkeld, basaal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, weinig of niet ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, basaal tot subbasaal gelegen door de min of meer asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel, // b1.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 564, T. 18, A. 6).
- PFEIFFER (1927a: 113, fig. 115).
- CHERMEZON (1937: 5).
- GOVINDARAJALU (1969b: sub Cyperus subgenus Kyllinga).
- METCALFE (1971: 324-329, fig. 43-44).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).
- GETLIFFE NORRIS (1983: 812-815, fig. 7,8,10).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- K. alba Nees: E. Coppejans 599, Namibië (GENT)  
L.C. Cross 333, Zimbabwe (GENT)
- K. brevifolia Rottb.:  
A. Kneucker Cyp. Exs. 242, Filippijnen (GENT)
- K. bulbosa P.Beauv.: W. Van Cotthem 1225, Kenya (GENT)  
R. Viane 1404, Ivoorkust (GENT)  
G. Windels 6, Kenya (GENT)
- K. cartilaginea K. Schum.:  
H. Faulkner 3316, Zanzibar (GENT)
- K. elatior Kunth: C. Reid 552, Zuid-Afrika (GENT)
- K. erecta Schumacher:  
P. Goetghebeur 4364, Zuid-Afrika (GENT)  
C. Reid 773, ibid. (GENT)  
C. Reid 1032, ibid. (GENT)
- K. intricata Cherm.:  
F. Malaisse 8430, Zaïre (GENT)  
F. Malaisse & E. Robbrecht 2001, ibid. (GENT)
- K. nemoralis (Forst.) Hutch. & Dalz.:  
W. Hekking 868, Suriname (GENT)  
A. Kneucker Cyp. Exs. 243, Filippijnen (GENT)  
R. Viane 811, Ivoorkust (GENT)
- K. odorata Vahl:  
F. Malaisse & E. Robbrecht 1849, Zaïre (GENT)  
F. Malaisse & E. Robbrecht 1991, ibid. (GENT)  
C. Reid 598, Zuid-Afrika (GENT)
- K. peruviana Lam.: R. Viane 1432, Ivoorkust (GENT)
- K. pulchella Kunth: C. Reid 788, Zuid-Afrika (GENT)
- K. pumila Michx.: P. Goetghebeur 4905, Kameroen (GENT)  
E. Tijbaert 122, Ivoorkust (GENT)
- K. pungens Link:  
R. Vasquez & N. Jaramillo 1180, Peru (GENT)
- K. tenuifolia Steud.:  
K. De Smet 77-2, Bourkina Fasso (GENT)  
C. Vanden Berghen 1683, Senegal (GENT)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- De dichte stapeling van de gereduceerde, lateraal afgeplatte aartjes en zelfs de aren tot een (ev. gelobd) hoofdjesachtig bloemgestel, omgeven door 1-enkele bladachtige bracteae, maken dat deze soorten ook habitueel vrij gemakkelijk van Cyperus s.s. kunnen worden onderscheiden.

- Ook het pollen zou verschillen van dat van Cyperus s.s. (PADHYE 1971: 178). Zelf heb ik dit niet bestudeerd, maar het lijkt me dat de verschilpunten toch vrij gering zijn te noemen, vooral als men daarbij weet dat de Cyperaceae pollenmorfologisch niet goed zijn gekend.
- BENTHAM (1877a: 506-507) geeft een voor die tijd opmerkelijk korrekte beschrijving en interpretatie van het aartje; daarbij beschouwt hij het ene (of meerdere) vruchtje dat door de twee (of meer) samen afvallende glumae wordt omgeven als het meest typische Kyllinga-kenmerk. Voor een groot deel van de soorten gaat dit wel op, echter niet voor allemaal, en daarom moet dit kenmerk wel enigszins worden gerelativeerd. Ook PALLA (1905a: 318) geeft een goede omschrijving en afbakening t.o.v. andere Cypereae.
- Eén bepaalde soort, K. debilis C.B. Clarke vertoont een bloemgestel met 1 gestrekte hoofdas en 2-3 zijassen, en op elke dunne as staan de aartjes (met 2 glumae) open spiralig ingeplant; hierdoor wordt de uitzonderlijke habitus van het bloemgestel gevormd (KÜKENTHAL 1936a: 595-596, fig. 63, sub Cyperus leptorhachis Mattf. et Kük.).
- Bij K. pulchella Kunth zijn herhaaldelijk specimens met gesteelde laterale aren als een abnormaliteit aangetroffen (KÜKENTHAL 1936a: 574, sub Cyperus transitorius Kük.; GOVINDARAJALU 1975a: 193, fig. 3B; KOYAMA 1977: 161; HAINES & LYE 1983: fig. 470, sub Cyperus teneristolon Mattf. & Kük.). Ook bij K. alba Nees is een dergelijke afwijkende vorm waargenomen (GETLIFFE 1983: fig. 1a). KÜKENTHAL (1935: 35-36) gebruikte dit feit als argument om Kyllinga niet als genus af te scheiden, zoals KOYAMA (1977: 161) hetzelfde feit gebruikt om Queenslandiella in Kyllinga op te nemen. Met deze redenering wordt volledig voorbijgegaan aan het abnormale aspect van deze specimens, en als argument pro vereniging is dit onaanvaardbaar.
- Op een andere plaats is KOYAMA (1982: fig. 2A) erin geslaagd om op een schematische weergave van een Kyllinga-aartje de situatie verkeerd voor te stellen: het zeer kleine profyl wordt gevolgd door een lege, eveneens ad-axiale 'gluma'. Deze lege "gluma" is eigenlijk het - door KOYAMA foutief geïnterpreteerde- profyl, en het kleine 'profyl' is op een fantasierijke basis 'ontdekt' en bijgetekend...

## B. Embryo:

- Opnieuw volgens PADHYE (1971: 178) zou de embryogenese in enkele van de vroegere stadia afwijken van dit van Cyperus s.s. Hier geldt eveneens de opmerking die reeds bij de pollenmorfologie was gemaakt, nl. dat de vroege embryogenesestadia bij de Cyperaceae onvoldoende zijn gekend om een waardeoordeel te kunnen vellen over de waargenomen variabiliteit.

## C. Vegetatieve anatomie:

- Zoals veel verwante genera vertoont ook Kyllinga een anatomisch kenmerk dat inzake verspreiding tot de Cypereae is beperkt, nl. de aanwezigheid van twee sklerenchymstrengen die abaxiaal links en rechts van de centrale vaatbundel in het blad worden waargenomen. Verder zijn ook de kleine, ronde perifere vaatbundels in de stengel zeer kenmerkend voor de Cypereae (METCALFE 1971: 329).
- Daarenboven is echter een bijzonder kenmerk bij alle bestudeerde Kyllingae aangetroffen, nl. twee gesuperponeerde vaatbundels in de middennerf van het blad (o.c.: 51, 329).

## 4. Bespreking

De plaatsing van Kyllinga in de Cypereae kan met zekerheid worden gesteld, vermits dit genus zowel door bloemgestel-, anatomie- als embryotype duidelijk tot deze groep behoort.

Iets meer afhankelijk van de persoonlijke appreciatie van de auteur is de al of niet afscheiding van Kyllinga als genus uit Cyperus s.l. Twee houdingen kunnen hier worden aangenomen. Ten eerste, Kyllinga wordt in Cyperus s.l. gehandhaafd, maar toch als subgenus, en dit wijst m.i. op een impliciete erkenning van Kyllinga als een homogene monofyletische eenheid. Om deze reden lijkt me de tweede houding te verkiezen: liever dan dit zeer homogene taxon (CHERMEZON 1919b: 208) in een Cyperus s.l. op te bergen, is een erkenning als genus vooreerst vooreerst fylogenetisch verantwoord (aanwezigheid van minstens één synapomorf kenmerk, o.a. gereduceerde aartjes met lateraal afgeplat vruchtje) en verder ook pragmatisch verantwoord, door het ontvetten van Cyperus s.l. met het afscheiden van dit habitueel makkelijk te herkennen genus.

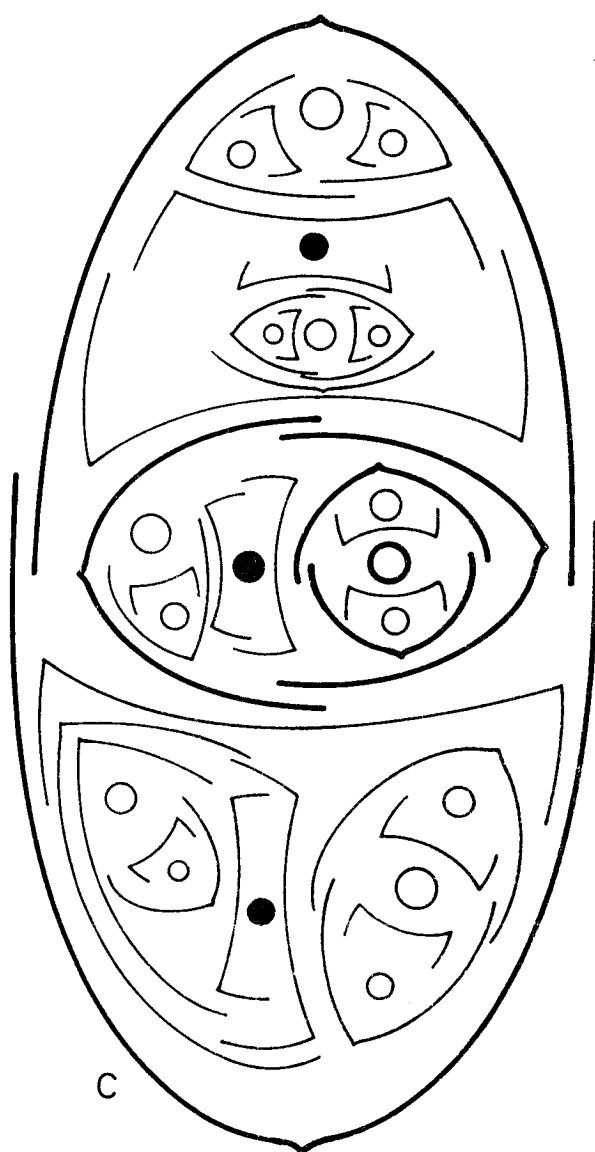
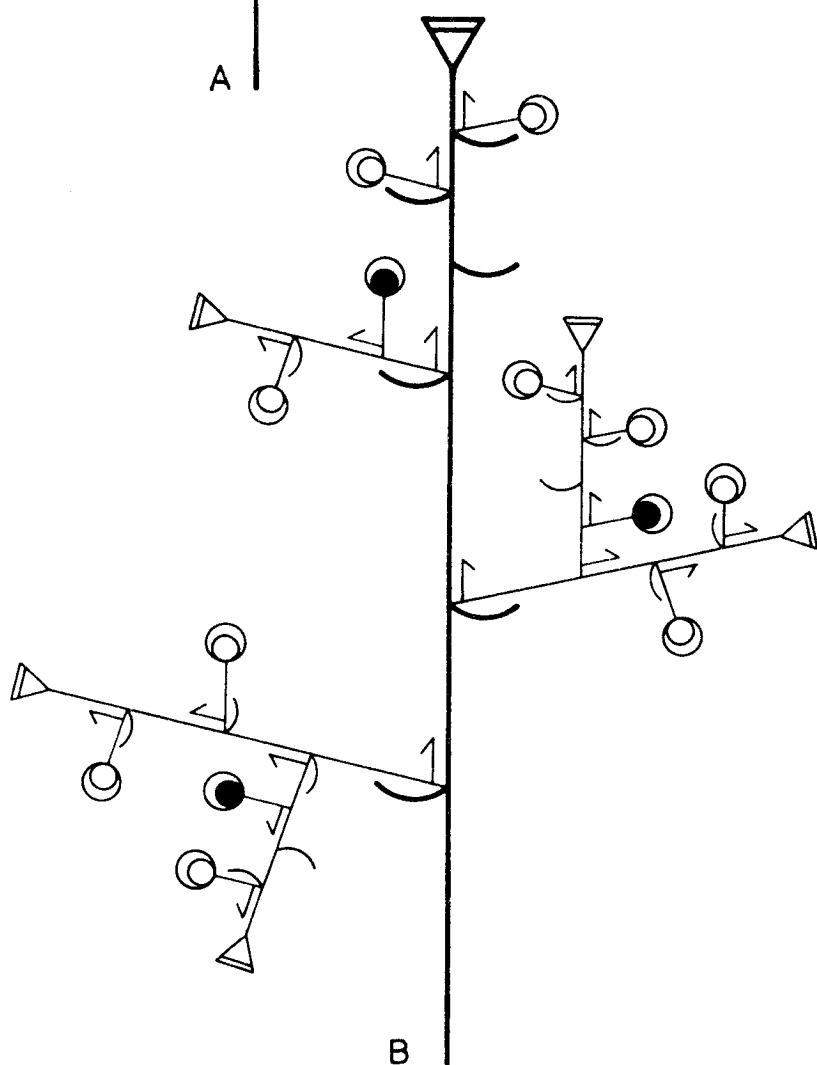
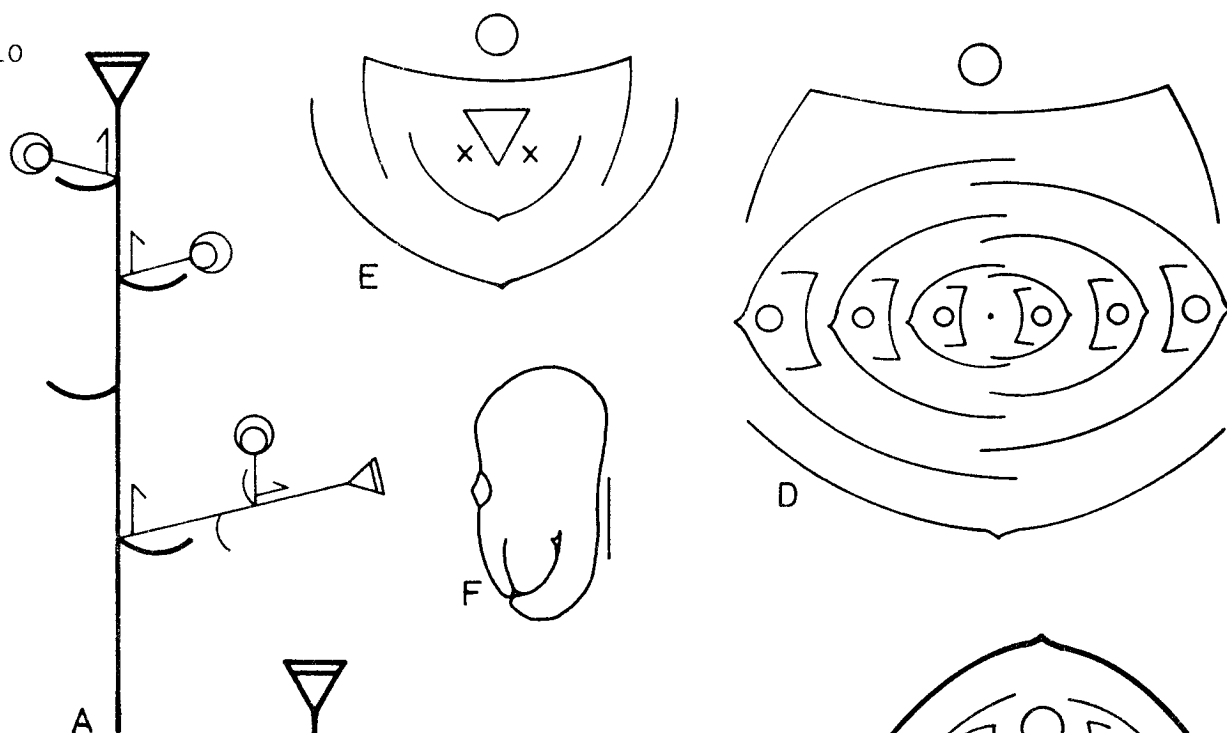


FIG. 8.8.9

*Volkiella disticha* Merxm. & Czech -A-B: bloemgestellen, zijzicht. -C: id., bovenzicht. -D: aar, bovenzicht. -E: aartje, bovenzicht. -F: embryo, sagittaal. (A, D-E: Volk 1815, BR; B-C: Müller & Giess 493, GENT; F: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 42F).



## 8.18. Volkiella Merxm. & Czech

---

### 1. Taxonomie

Type: V. disticha Merxm. & Czech

Dit recent beschreven en van slechts enkele vondsten uit SW-Afrika bekend genus, werd door zijn auteurs als intermediair tussen Lipocarpa en Cyperus beschouwd: enerzijds lijkend op Lipocarpa door de "hypogynen Skalen", anderzijds dicht bij Cyperus door de distiche plaatsing van de "Glumae" (MERXMÜLLER & CZECH 1953: 322). Uit hun bespreking, die weliswaar op goede waarnemingen berust, blijkt niettemin hoezeer een verwarde terminologie en niet precies gelegde homologierelaties storend kunnen werken op de interpretatie van morfologische waarnemingen, zeker in dit verband, wanneer een nieuw en bijzonder interessant taxon moet worden beschreven.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Volkiella disticha Merxm. & Czech

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.8.9)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een min of meer dicht NVP; de bracteae staan spirodistich ingeplant, de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- De zijassen vertakken volgens een min of meer dicht en gemengd PVP-NVP; PVP is eerder zelden voorkomend en slechts bij iets rijker ontwikkelde bloemgestellen.
- De morfologisch herkenbare bloeieenheid tenslotte is een aar(!) met distiche, dicht opeen geplaatste bracteae.
- Elk van deze bracteae draagt een sterk gereduceerd aartje, dat is opgebouwd uit een min of meer taaivliezig, tweekielig profyl en een enkele, hyaliene gluma, die een 2sl bloemetje axilleert.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2+0 laterale meeldraden, zonder glumellae, en een trimeer gynoeceum.

Besluit: Lipocarpa-type, variant met distich geplaatste aartjes.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 342, fig. 42F) (FIG. 8.8.9)

- De omtrek is ellipsvormig met licht ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 eerder zwak, basaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - het koleoptiel is asymmetrisch ontwikkeld, waardoor de spleetvormige ks subbasaal komt te liggen, // b1.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- VAN DER VEKEN (1965: 342).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Müller & Giess 493, Namibië (GENT)
- O. Volk 1815, ibid. (BR, isotypus)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- De structuren die hier als aar, resp. aartje worden beschreven, zijn door andere auteurs meest als aartje, resp. bloem beschouwd (MERXMÜLLER & CZECH 1953; VAN DER VEKEN 1965: 342; RAYNAL 1973: 169, pl. 8). De eerste auteurs bespreken evenwel kort de andere mogelijkheid, maar die wordt door hen verworpen, omdat aren met distich geplaatste bracteae helemaal niet passen in de Cypereae en zelfs in weinig andere tribus; daarenboven zou ook de textuur van de twee "Squamellen" zeer ongewoon zijn en onvergelykbaar met die van andere taxa. Als tegenargument wil ik hier aanhalen dat Volkiella ongetwijfeld een hooggespecialiseerd genus voorstelt, en het bezit van ongewone kenmerken is dus niet zo verwonderlijk. Verder zijn wél andere bloemgestellen met (schijnbaar?) distiche bracteae gekend: Blysmus, Exochogyne, Baumea p.p., Tricostularia,...

## B. Embryo: —

## C. Vegetatieve anatomie: —

#### 4. Bespreking

Verwantschap met de Cypereae s.l. kan voor Volkiella moeilijk worden ontkend, aangezien zowel bloeimorfologie, embryografie als anatomie in deze richting wijzen.

Wat nog niet zo zeker is gesteld, is de exacte positie binnen de Cypereae s.l.: die is nl. afhankelijk van de interpretatie die men geeft aan de structuur van de bloeieenheid, want noch de anatomie, noch de embryografie werken goed differentiërend binnen de betreffende groep van de Cypereae.

Naar mijn mening gaat het om een aar met distich geplaatste bracteae, die elk een eenbloemig aartje dragen, met slechts een profyl en een gluma. De profylnatuur van het adaxiale, taai-vliezige kafje lijkt toch vrij duidelijk: zwak ontwikkelde middennerf, 2 paar goed ontwikkelde zijnerf, waarvan het buitenste paar in de vouwen van het kafje liggen, een stompe, afgeknotte top, en de lagere inplanting dan het hyaliene, abaxiale kafje, dat ik voor een gluma houd. Door de aanwezigheid van een aartjesprofyl en de eerste gluma, beide beduidend kleiner dan de aartjesbractea, benadert Volkiella het bouwplan van Lipocarpa s.s. Omwille van de distiche plaatsing van de aartjesbracteae kunnen we dit genus als een verder gespecialiseerde stap op de Lipocarpa-lijn beschouwen.

Als men niettemin de andere opinie wil volhouden, wordt het geven van een verklaring voor de aanwezigheid van die twee hypogyne kafje bijzonder moeilijk; geen van deze auteurs (cf. supra) heeft trouwens een verklaring kunnen vinden, men houdt het bij een beschrijving...

## 8.19. Lipocarpha R.Br., nom. cons.

---

### 1. Taxonomie

Type: L. argentea (Vahl) R.Br., nom. illeg. (= L. chinensis (Osbeck) Kern), typ. cons.

De eerste beschrijvingen van soorten die we nu als Lipocarpha kennen, gebeurden bijna vanzelfsprekend in het genus Scirpus (S. chinensis Osbeck, S. senegalensis Lamarck): de twee hypogyne kafjes werden of over het hoofd gezien, of homoloog gesteld met de perianth-borstelharen van Scirpus s.s., zelfs tot vrij recent (KERN 1974: 521).

De tweede stap werd gezet door L.C. RICHARD (in PERSOON 1805: 70) die verschillende soorten met 2 hypogyne kafjes samenbracht in een heterogeen Hypolytrum s.l. Kort nadien beschreef VAHL (1805: 283-285) ook een nieuw genus Hypaelyptum, voor eenzelfde heterogene groep soorten, zonder enige referentie naar RICHARD. BROWN (1810: 219) was zich duidelijk bewust van het probleem, en hij heeft eerst gepoogd om deze heterogene groep te splitsen, waarbij Hypolytrum werd gebruikt voor de soorten die we nu als zodanig kennen, en Hypaelyptum werd voorbehouden voor soorten met dorsiventraal geplaatste kafjes (= Lipocarpha). Enkele jaren later merkt hij dat geen einde is gekomen aan de verwarring, en besluit dan om een compleet nieuwe naam Lipocarpha te kreëren voor deze laatste groep (BROWN 1818: 459). De meer recent uitgevoerde lectotypifikaties van Hypolytrum (KOYAMA 1961: 68) en Hypaelyptum (PANIGRAHI 1985: 511) bevestigen deze situatie.

Een volgende, jongere naam is Tunga Roxb., opnieuw gebaseerd op een mengsel van 1 Hypolytrum- en 2 Lipocarpha-soorten. Als lectotype wordt T. triceps Roxb. (= L. sphacelata (Vahl) Kunth) voorgesteld (GOETGHEBEUR & VAN DEN BORRE, 1986, in prep.), waardoor Tunga in de synonymie van Lipocarpha kan worden opgenomen. Volgen nog twee jongere namen, Hemicarpha Nees en Rikliella J. Raynal, die echter meestal als afzonderlijke genera zijn behandeld, en daarom ook hier een afzonderlijke bespreking hebben ontvangen, hoewel ze in deze studie in Lipocarpha worden opgenomen.

Beginnend met RICHARD (l.c.) en zelfs nog tot recent (HOOPER 1973: 866; KERN 1974: 521) is het Lipocarpha-bloemgestel beschouwd als een hoofdje van 1-enkele scirpoïde aartjes, elk met talrijke, spiralig geplaatste glumae, elk van deze glumae met een tweeslachtig bloemetje dat omhuld wordt door twee dorsiventraal geplaatste hypogyne kafjes. De ene groep auteurs homologeerde deze kafjes met de gekielde laterale glumellae van de Hy-

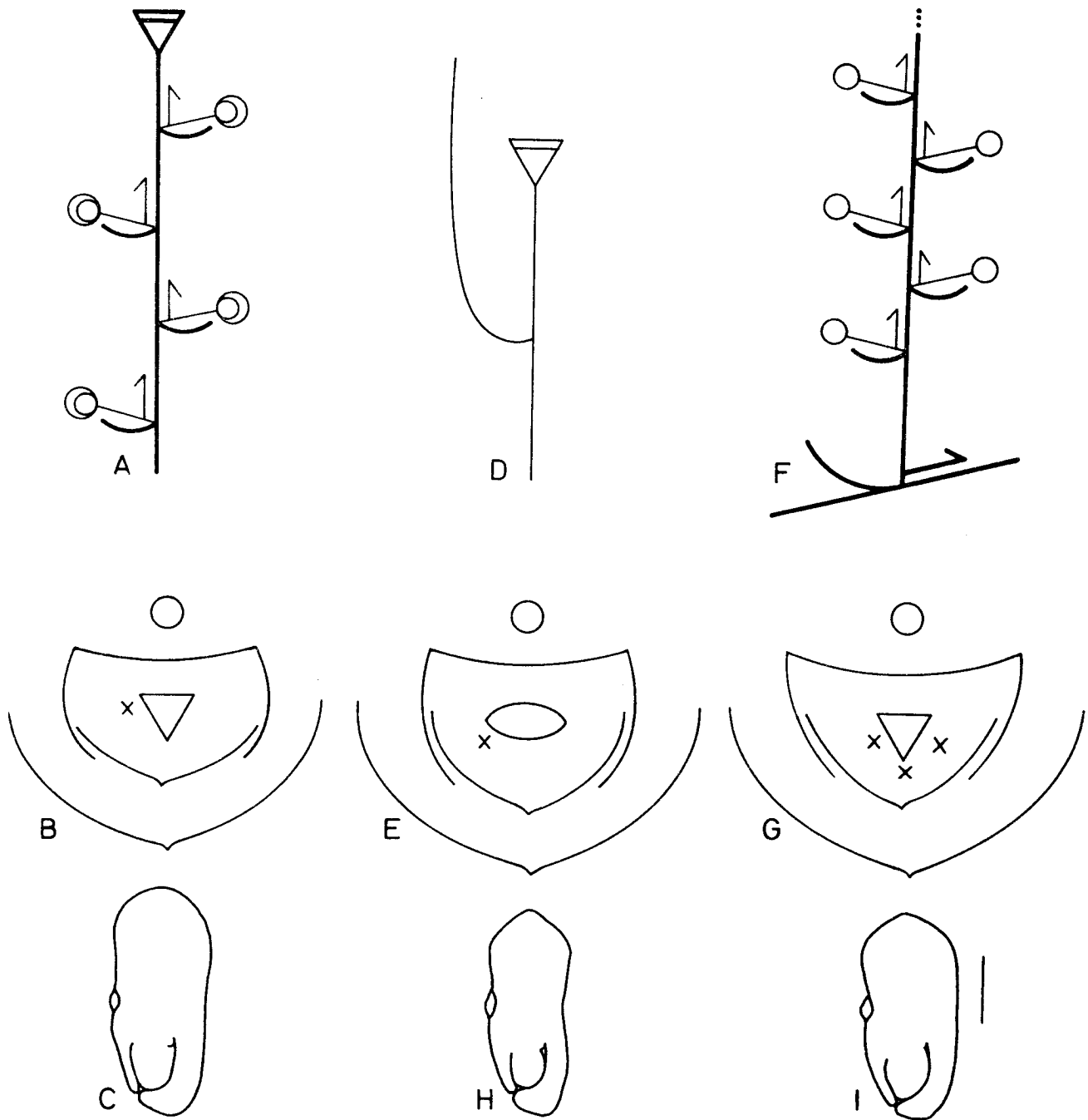


FIG. 8.8.10

*Lipocarpa chinensis* (Osb.) Kern -A: bloemgestel, zijzicht. -B: aartje, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. (A-B: Goetghebeur 4950, GENT; C: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 42J).

*L. isolepis* (Nees) R. Haines -D: bloemgestel, zijzicht. -E: aartje, bovenzicht. (D-E: Robinson 4710, NY).

*L. albiceps* Ridl. -F: laterale aar, zijzicht. -G: aartje, bovenzicht. (F-G: Brain 7123, MO).

*L. microcephala* (R.Br.) Kunth -H: embryo, sagittaal. (H: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 42M).

*L. nana* (A. Rich.) Cherm. -I: embryo, sagittaal. (I: o.c.: fig. 42K).

polytreae en zij plaatsten Lipocarpa bijgevolg in deze tribus (RICHARD l.c.; VAHL l.c.; NEES 1834a: 287; FENZL 1836: 987; KUNTH 1837: 266; NEES 1842: 63; PAX 1886: 305). De extreem verschillende habitus maakte evenwel dat deze opvatting werd verlaten en men zocht een betere verklaring door deze kafjes te gaan vergelijken met de perianth-borstelharen van Scirpus, waardoor Lipocarpa in de Scirpeae terecht komt (BENTHAM 1878: 336; CLARKE 1902: 468; HOOPER 1973: 866; KERN 1974: 521). Toch had reeds BROWN (1810: 219) zijn twijfels geuit over beide interpretaties, en wees daarbij voorzichtig naar een mogelijke afleiding uit Kyllinga. Wanneer dan ook RIKLI (1895: 561-562) vaststelt dat Lipocarpa een chlorocyperoidie anatomie vertoont, gaat bij HOLM (1899b: 171-173) een lichtje op, en formuleert hij zijn intussen bekende hypothese: de twee hyaliene kafjes die bij Lipocarpa het vruchtje omhullen zijn resp. het profyl en de eerste gluma van een sterk gereduceerd, eenbloemig aartje, geaxilleerd door een goed ontwikkelde bractea. Deze verklaring wordt nu meer en meer aangenomen, reeds door PALLA (1905a), ook PFEIFFER (1935b) en slechts recent weer door KOYAMA (1961: 44-46, 72: ingesloten bij Cyperus!), RAYNAL (1968a: 94), HAINES & LYE (1971), RAYNAL (1973: 169, pl. 8), EITEN (1976a: 84, fig. 2-4), OTENG-YEBOAH (1977a: 394, fig. 4E), GOETGHEBEUR (1977 & 1980) en KOYAMA (1982: 225, fig. 2).

Een overzicht van de argumenten pro vindt men bij GOETGHEBEUR (1977: 436-438). Een belangrijke, bijkomende anatomische waarneming is beschreven door PFEIFFER (1935b: 39), BLASER (1944: fig. 26), KOYAMA (1961: 43), HAINES (1967: 58), waar deze auteurs voor het aartjesprofyl van Lipocarpa twee xyleemstrengen konden aantonen. Vier verschillende types verklaringen worden daarna behandeld, en het blijkt dat voor HOLM (l.c.) reeds KUNTH (gecit. in PFEIFFER 1935b: 40) een vrij korrekte visie had geformuleerd.

Het genus zelf wordt beschouwd als "un groupe très homogène, très naturel" (RAYNAL 1967a: 84), en daar kan ik volledig mee akkoord gaan: alle soorten bezitten dezelfde karakteristieke bloemgestelbouw met slanke assen en afvallende bracteae, met daarbij nog de twee hyaliene kafjes die het vruchtje omgeven.

## 2. Algemene gegevens

### A. Bloemgestel: (FIG. 8.8.10)(\*A)

- Het bloemgestel bestaat uit 1-enkele aren, dicht bij elkaar ingeplant langs de hoofdas; elke aar (behalve de terminale) in de oksel van een goed ontwikkelde bractea zonder gesloten bladschede, en met aan de basis van de zijassen een meestal hyalien profyl (RAYNAL 1969: 977, fig. 2,2).

## 8.19. Lipocarpa

- Een aar is opgebouwd uit een groot aantal dicht spiraalig geplaatste bracteae, met het geaxilleerde aartje op een slanke cilindrische as (bezet met littekens na het afvallen van de bracteae en de aartjes).
- Een aartje bestaat uit een hyalien profyl en een enkele hyaliene gluma, die een 2sl bloemetje axilleert.
- Een 2sl bloemetje bevat 1-3 meeldraden zonder glumella, en een (di- of) trimeer gynoecium.

Besluit: Lipocarpa-type.

B. Embryo: (DIDRICHSEN 1897: 4; VAN DER VEKEN 1965: 337-340, fig. 42 J-N) (FIG. 8.8.10)

- De omtrek is ellipsvormig, met licht ingebogen flanken, het kotyl is afgerond tot iets spits.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 zwak of niet, basaal gericht;  
- wk is matig ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - door de asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel komt de spleetvormige ks sublateraal te liggen, // b1.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 561-562).
- HOLM (1899b: 173-182, fig. 3-5).
- PFEIFFER (1927a: 126-127, fig. 137-138).
- CHERMEZON (1937: 166).
- METCALFE (1971: 346-352, fig. 47).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).
- GOVINDARAJALU (1974: 261-264, fig. 1 A-D, 2 A-C).
- GOVINDARAJALU (1981: 370-374, pl. 2).
- KOYAMA (1982: fig. 3B).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.



## D. Bestudeerd materiaal:

- L. albiceps Ridl.: C.K. Brain 7123, Zimbabwe (MO)
- L. atra Ridl.: Barbosa & Moreno 12474, Angola (COI)  
E. Milne-Redhead 3841, Zambia (BR)
- L. barteri C.B. Clarke:  
G. Lorougnon 3089, Ivoorkust (BR)
- L. chinensis (Osb.) Kern:  
P. Goetghebeur 4950, Kameroen (GENT)
- L. comosa J. Raynal: J.J. Symoens 14123f, Zaïre (BRVU)
- L. echinus J. Raynal: E.A. Robinson 1550, Zambia (NY)
- L. humboldtiana Nees:  
G.J. Schwartz s.n., 1949, Argentinië (LIL)
- L. isolepis (Nees) Haines & Lye:  
Giess 9939, Namibië (LISC, M)  
E.A. Robinson 4710, Zambia (NY)  
H. Wild 3790, Zimbabwe (S)
- L. leucapsis J. Raynal: Michel 3338, Burundi (BR)
- L. microcephala (R.Br.) Kunth:  
J. Murata 10016, Japan (TI)  
J.Z. Weber 1092, Australië (AD)
- L. monostachya Gross & Mattf.:  
C.K. Brain 3713, Zimbabwe (SRGH)  
Malaisse & Goetghebeur 847, Zaïre (GENT)
- L. nana (A. Rich.) Cherm.:  
E. Ujor FHI 30229, Nigeria (MO)
- L. prieuriana Steudel:  
C. Vanden Berghen 3109, Senegal (BR)
- L. pygmaea Kern: A.F.G. Kerr 2749, Thailand (BM)
- L. spaelata (Vahl) Kunth:  
T. Koyama c.s. 13998, Ceylon (C)  
A. Meebold 9982, India (S)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Het adaxiale (laagste) hyaliene kafje rond het Lipocarpa-vruchtje heeft alle kenmerken van een profyl: het bevindt zich waar deze bijzondere gluma gewoonlijk wordt aangetroffen, het heeft daarenboven twee laterale nerven (met xyleem in de vaatbundels) die in de eerder zwak ontwikkelde kielen liggen (HOLM 1899b: 172, fig. 1; PFEIFFER 1935b: 39 & BLASER 1944: 59-61, fig. 26), en de bovenrand van dit kafje is duidelijk 2-toppig (KERN 1974: 520, fig. 33E). KOYAMA (1982: fig. 2) ziet het niet helemaal of beter: helemaal niet duidelijk, vermits hij lager dan dit profyl nog een profyl tekent, bij Lipocarpa en Kyllinga!

8.19. *Lipocarpa*

- CHERMEZON (1921: 425) beschreef een L. paradoxa, die inderdaad in Lipocarpa een paradoxale verschijning is door het bezit van langgesteelde, complexe aren, en een gluma die groter is dan de bractea en het profyl van het aartje. Later verplaatste CHERMEZON (1925: 169-170) deze soort naar Mariscus, omwille van de vondst van een derde, adaxiaal, min of meer knotsvormig kafje tussen het vruchtje en het profyl. Dit interpreteerde hij toen als een rachilla-internodium waarop zich bovenaan een tweede gluma bevindt. HAINES & LYE (1971: 478) pleiten eveneens voor de insluiting in Mariscus, en dit lijkt ook mij meer verantwoord dan in Lipocarpa. Misschien is de oprichting van een nieuw genus Pseudolipocarpa (VORSTER 1978: 319) een betere oplossing, hoewel ik zelf meer voel voor een insluiting in het reeds bestaande genus Alinula, waarin reeds een aantal andere hooggeevolueerde, eenjarige mariscoïde soorten zijn opgenomen (genus 8.12).
- Het vruchtje valt bij rijpheid af, meestal omgeven door het profyl en de gluma. Bij diverse soorten is echter vastgesteld dat dit profyl soms tot dikwijls langer blijft vastzitten op de aaras, wat tenslotte meer de mariscoïde situatie benadert. Dit achterblijven is vastgesteld bij de soorten met een beter ontwikkeld profyl (zeer duidelijk bij L. echinus waar dit profyl vrij groot en stevig is, en zeer opvallend donker gekleurd), d.w.z. bij de soorten die nog wat minder ver van Mariscus zijn verwijderd.

## B. Embryo:

- Net zoals voor Ascolepis capensis (Kunth) Ridl. heeft JUGUET (1970a: 276-278, 285, pl. 3) van L. chinensis (Osb.) Kern de embryogenese gevolgd. Het lijkt dat in zake dit kenmerk Lipocarpa sterk lijkt op Ascolepis, maar nog dichter bij Cyperus komt, en nog verder van Scirpus is verwijderd, m.a.w. hoger evolutief zou zijn.

## C. Vegetatieve anatomie: —

#### 4. Bespreking

Voor Lipocarpha zijn er nu, zoals aangetoond, overduidelijke bewijzen voorhanden om dit taxon tot de hooggespecialiseerde vertegenwoordigers van de Cypereae s.l. te rekenen. Ongeveer alle recente cyperologen hebben zich bij deze mening, die oorspronkelijk door KUNTH (gecit. in PFEIFFER 1935b: 40) en HOLM (1899b) is gepubliceerd, aangesloten (tabel 8.8.3).

De (verre) affiniteit tot Mariscus lijkt eveneens vrij duidelijk, maar de relatie met enkele mogelijke overgangsoorten tussen beide genera vergt nadere studie.

Het genus zelf is vrij homogeen, maar wat nog enige problemen kan opleveren, is de afgrenzing t.o.v. "Hemicarpha" en Rikliella, een zaak die hierna, bij de bespreking van deze genera wordt behandeld.

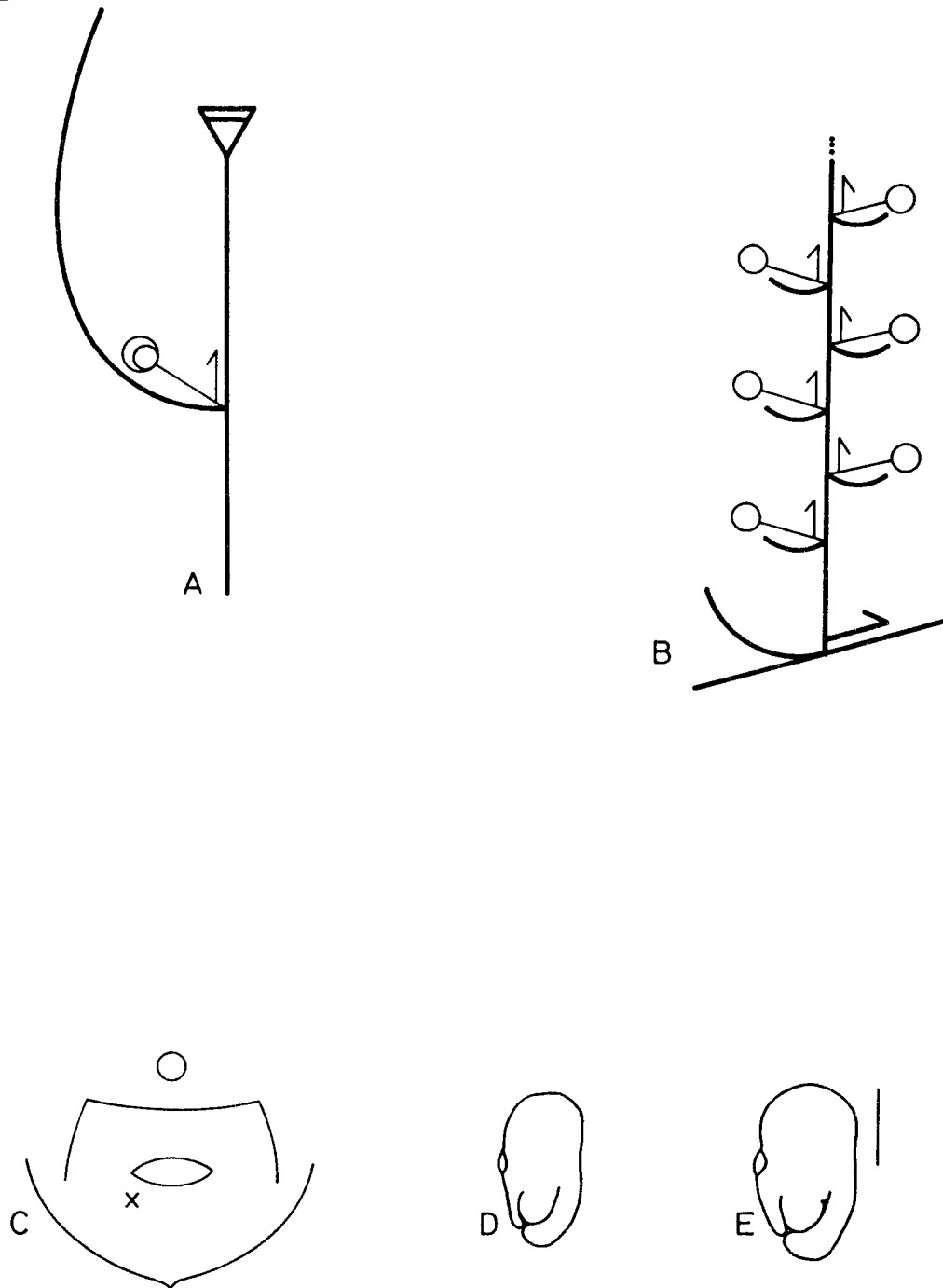


FIG. 8.8.11

Hemicarpha micrantha (Vahl) Pax —A: bloemgestel, zijzicht. —B: laterale aar, zijzicht. —C: aartje, bovenzicht. —D: embryo, sagittaal. (A-C: Groenendijk 42, WAG; D: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 42H).  
H. occidentalis A. Gray —E: embryo, sagittaal. (E: o.c.: fig. 42G).

## 8.19b. Hemicarpha Nees

---

### 1. Taxonomie

Type: H. isolepis Nees, nom. illeg.? (= ? Scirpus hemisphaericus Roth)

In de "loop der tijden" hebben quasi alle auteurs NEES (1834a: 287) gevolgd en dit genus bij zijn dichte verwant Lipocarpha geplaatst (o.a. KUNTH 1837: 266-269; STEUDEL 1855: 129-130; BENTHAM 1883: 1038; PAX 1886: 305; BAILLON 1894: 363; enz.), waardoor Hemicarpha vaak dezelfde taxonomische mishandelingen als Lipocarpha heeft moeten ondergaan (cf. taxonomie Lipocarpha).

Helaas is maar recent (HAINES & LYE 1971: 476-477, fig. 3) vastgesteld dat de typesoort H. isolepis Nees zonder enige twijfel een Lipocarpha-soort is, nu bekend als L. isolepis (Nees) R.W. Haines. Dit heeft natuurlijk voor gevolg dat deze genusnaam niet meer beschikbaar is voor het taxon dat ermee werd aangeduid, en een nieuwe naam is vereist voor het geheel van resterende soorten, tenminste indien men dit groepje nog als genus wenst te behouden. Hierover is nl. twijfel gerezen (GOETGHEBEUR 1980: 303-304) omwille van de toch zeer geringe verschillen die bestaan met Lipocarpha s.s. en met Rikliella. Ook KUNTH (1837: 236), PALLA (1905a: 319, fig. 8 & 1908b: 420-421), HAINES & LYE (1971: 477) en RAYNAL (1973: 155) hebben gewezen op het bijzonder fragiele onderscheid tussen Hemicarpha en Lipocarpha. Voorlopig wordt deze naam hier toch nog gebruikt voor de overblijvende soorten, dus exclusief H. isolepis Nees.

### 2. Algemene gegevens

#### A. Bloemgestel: (FIG. 8.8.11)

- Het bloemgestel bestaat uit 1-enkele aren, dicht op elkaar ingeplant langs de hoofdas, elk (behalve de terminale aar) in de oksel van een goed ontwikkelde bractea zonder gesloten bladschede, en met aan de basis van de zijassen een meestal hyalien profyl.
- Een aar is opgebouwd uit een groot aantal spiralig ingeplante bracteae met geaxilleerd aartje op een slanke, cilindrische as.

- Een aartje bestaat enkel uit een hyalien profyl, dat zelf soms ook sterk gereduceerd is, en een 2sl bloemetje, waarvan de axillerende gluma totaal gereduceerd is.
- Het bloemetje omvat 1(-2) meeldraden zonder glumella en een dimeer gynoecium.

Besluit: Lipocarpha-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 340-341, fig. 42 G-H)  
(FIG. 8.8.11)

- De omtrek is ellipsvormig, met licht ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 zwak, basaal gericht;  
- wk is goed tot matig ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - het koleoptiel is asymmetrisch ontwikkeld, waardoor de spleetvormige ks subbasaal kan worden waargenomen, // b1.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PALLA (1889: 295).
- RIKLI (1895: 562).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- H. micrantha (Vahl) Pax:  
H.G. Bernouilli 54, Guatemala (BR)  
Groenendijk 42, Suriname (WAG)
- H. occidentalis A. Gray:  
Bolander 6223, USA (G, isotypus)  
H.L. Mason 11904, ibid. (BM)
- H. schomburgkii Friedl.:  
Schomburgk 657, Brits Guyana (G, isotypus)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- PALLA (1908b :421) gebruikte een habitueel verschil om Lipocarpha en Hemicarpha gescheiden te houden: bloemgestel terminaal bij de eerste, pseudolateraal bij de tweede door het opgericht staan in het verlengde van de stengel van de laagste bractea. Dit kenmerk gaat nu natuurlijk niet meer op, omdat reeds de type-soort H. isolepis (met opgerichte bractea en pseudolateraal bloemgestel) naar Lipocarpha is overgebracht, en trouwens nog andere Lipocarpha-soorten bezitten (potentieel) een opgerichte laagste bractea (L. monostachya Gross & Mattf., L. nana (A. Rich.) Cherm.).
- OTENG-YEBOAH (1977a: 394-395, fig. 4g) beschrijft het aartje foutief met een "anterior scale", en verder staat op zijn fig. 4g het aartje met 4 glumae afgebeeld, elk met een "anterior scale" en een 2sl bloemetje: dit is duidelijk in tegenspraak met zijn eigen beschrijvingen en wijst wellicht toch op een slecht begrijpen van deze structuren.
- FRIEDLAND (1941: fig. 7) heeft de variabiliteit van het profyl van H. micrantha (Vahl) Britton var. minor (Schrad.) Friedl. mooi afgebeeld, maar zijn interpretatie als perianth vindt -terecht- geen genade door de zware kritiek hierop geuit door BLASER (1944: 57-59).
- BLASER (1944: 61, fig. 27) zelf heeft de anatomie van dit profyl bestudeerd en komt tot de bevinding dat dit teerhyalien kafje geheel nerfloos kan zijn, terwijl PALLA (1908b: Taf. 10,3-4) en FRIEDLAND (1941: fig. 1 & 7) wat van de variabiliteit weergeven. Bij NEES (1842: pl. 4,2f) zien we een duidelijk tweetoppig kafje, dat daar misschien wel iets geïdealiseerd is weergegeven...

B. Embryo: —

C. Vegetatieve anatomie: —

#### 4. Bespreking

Na de uitsluiting van H. isolepis Nees blijft een klein homogeen groepje van principieel Amerikaanse soorten over, gereviseerd door FRIEDLAND (1941). De onderlinge nauwe verwantschap lijkt wel vrij zeker, evenals de dichte banden met Lipocarpha. Het probleem ligt vooral in de waardering van die relaties, van die korte afstanden, m.a.w. op welk taxonomisch niveau moeten deze taxa worden gescheiden?

Klassiek houdt men Hemicarpha generisch afzonderlijk van Lipocarpha, hoewel reeds meer dan een auteur zijn twijfel over de korrektheid hiervan heeft uitgesproken (cf. taxonomie). Omdat de problematiek van dit vraagstuk samenhangt met de interpretatie van Rikliella, wordt de bespreking hiervan onder dit laatste genus gehouden. Alleen nog kort dit: mij zijn geen voldoende argumenten bekend om de "Hemicarpha"-rest als genus te erkennen.



## 8.19c. Rikliella J. Raynal

---

### 1. Taxonomie

Type: R. rehmannii (Ridley) J. Raynal

Een aantal min of meer lang bekende Scirpus-soorten bleken vaak verward te worden met soorten als Ascolepis dipsacoides (Schumach.) J. Raynal en Lipocarpa microcephala (R.Br.) Kunth, waar ze inderdaad verbluffend sterk op lijken. Deze gelijkenis en de grote verschillen met de typische Scirpus-soorten brachten MATTFELD (1936a: 330) en RAYNAL (1968a: 94) ertoe om de hypothese van HOLM (1899b: 171-173), oorspronkelijk voor Lipocarpa gemodelleerd, ook op deze drie Scirpus-soorten toe te passen. Op dat ogenblik beschikten deze auteurs echter nog niet over voldoende gegevens om uit het grote, inhomogene genus Scirpus deze en andere meer homogene taxa af te splitsen. Pas enige jaren later, na het combineren van anatomische, biochemische en embryografische gegevens komt RAYNAL (1973: 152-154) tot de oprichting van Rikliella. RAYNAL (1973: 155) suggereert - op heel zwakke gronden - een affiniteit met Ascolepis, maar sluit evenwel een mogelijke evolutie uit Lipocarpa via Hemicarpha niet uit. Het bijvoegen van een vierde soort (GOVINDARAJALU & RAYNAL 1976: 220) maakt het genus duidelijk minder homogeen; deze soort is trouwens door WILSON (1981a: 170) als een synonym onder Lipocarpa microcephala opgenomen.

### 2. Algemene gegevens

#### A. Bloemgestel: (FIG. 8.8.12)(\*A)

- Het bloemgestel bestaat uit 1-enkele aren, dicht bij elkaar ingeplant langs de hoofdas; elke aar (behalve de terminale) zit in de oksel van een goed ontwikkelde bractea zonder gesloten bladschede, en met aan de basis van de zijassen een meestal hyalien profyl.
- Een aar is opgebouwd uit een groot aantal spiralig ingeplante bracteae met een geaxilleerd aartje op een slanke cylindrische as.

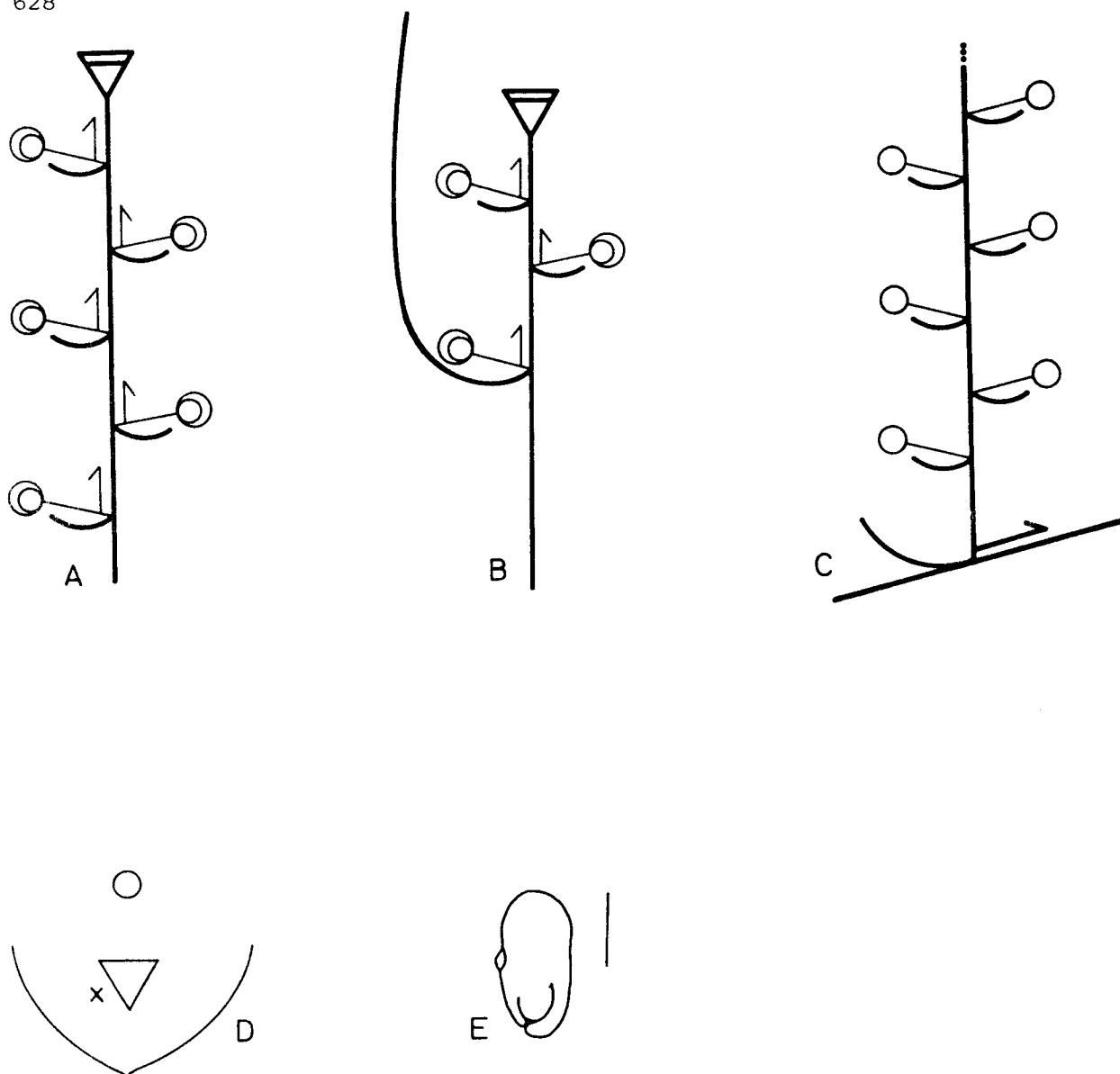


FIG. 8.8.12

Rikliella rehmannii (Ridl.) J. Raynal -A: bloemgestel, zijzicht. (A: Somona 66, BRVU).

R. squarrosa (L.) J. Raynal -B: bloemgestel, zijzicht. -C: laterale aar, zijzicht. -D: lateraal aartje (sic!), bovenzicht. -E: embryo, sagittaal. (B-D: Helfer 144, BR; E: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 35T).

- Een aartje bestaat uit één enkel 2sl bloemetje, zonder profyl of gluma.
- Een 2sl bloemetje is opgebouwd uit 1 meeldraad zonder glumella en een di- of trimeer gynoecium.

Besluit: Lipocarpha-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 311-312, fig. 35T, sub Scirpus squarrosus L.) (FIG. 8.8.12)

- De omtrek is ellipsvormig, met licht ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 heel zwak, basaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - door de asymmetrische ontwikkeling van het koleoptiel is de spleetvormige ks sublateraal zichtbaar, // b1.

Besluit: Cyperus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1937: 141, sub Scirpus hystrix Thunb.).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393, sub Scirpus sectio Squarrosi).
- RAYNAL (1973: 152, 154).
- GOVINDARAJALU & RAYNAL (1976: 222-224, fig. 2).

Besluit: chlorocyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- R. australiensis J. Raynal:
  - A. Schmid 213, Australië (BRI)
  - K.L. Wilson 1473, *ibid.* (P)
- R. kernii (Raym.) J. Raynal:
  - A. Berhaut 2622, Senegal (GENT)
  - Hooper & Gandhi HFP 2402, India (MO)
- R. rehmannii (Ridl.) J. Raynal:
  - B. Nordenstam 2836, Namibië (S)
  - D. Somona 66, Zaïre (BR)
- R. squarrosa (L.) J. Raynal:
  - Helper 144, India (BR)
  - Sørensen c.s. 5900, Thailand (C)
  - Thwaites 854, Ceylon (G)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel: (tabel 8.8.3, p. 576)

- Zelf heb ik erop gewezen dat de zijaren van Rikliella (de 4 soorten bestudeerd!) een duidelijk ontwikkeld profyl bezitten, in tegenstelling tot de Ascolepis-soorten met vertakte bloemgestellen (GOETGHEBEUR 1980: 303-304), wat moeilijkheden oplevert bij het afleiden van Rikliella uit Ascolepis-voorouders zoals RAYNAL (1973: 155, 170) heeft willen aantonen. Door de aanwezigheid van deze profylen is het logischer en eenvoudiger om aan te nemen dat Rikliella via Hemicarpha uit Lipocarpha is geëvolueerd, en dat het ene overgebleven kafje rond het bloemetje, de bractea van het aartje voorstelt en niet de gluma (zoals zou moeten indien een afleiding uit Ascolepis wordt aangenomen).

- Zeer interessant in dit verband zijn de waarnemingen van WILSON (1981a: 170) i.v.m. de variabiliteit van Lipocarpa microcephala (R.Br.) Kunth en Rikliella australiensis J. Raynal. In Australië heeft ze in verschillende kollekties de te verwachten overgangsvormen gevonden tussen planten met de typische lipocarphoïde aartjes (met profyl en eerste gluma nog aanwezig als hyaliene kafjes) en de typisch riklielloïde planten met het onherkenbaar tot 1 bloemetje gereduceerd aartje, waarbij elk spoor van omhullende kafjes ontbreekt, behalve de goed ontwikkelde aartjesbractea. Bijgevolg werd door haar R. australiensis als synonym opgenomen onder Lipocarpa microcephala. Eigenlijk suggereerde ook de vruchtvorm deze nauwe verwantschap, want in beide genera zijn dergelijke opvallend smalle en langwerpige vruchtjes uitzonderlijk.

B. Embryo: —

C. Vegetatieve anatomie:

- Hier wil ik nog even wijzen op het onzorgvuldig gebruik van terminologie. GOVINDARAJALU & RAYNAL (1976: 222-224, fig. 2) beschrijven en tekenen een dwarse doorsnede doorheen blad en stengel van Rikliella squarrosa (L.) J. Rayn., waarbij ze drie scheden rond de vaatbundel onderscheiden: de "inner sheath" is de chlorofylhoudende binnenste parenchymschede, "middle sheath" is de sklerenchymschede, en als "outer sheath" benoemen ze de radiaire chlorenchymschede zoals die bij alle Cyperaceae met chlorocyperoïde anatomie voorkomt. Deze benamingen zijn in tegenspraak met wat vroeger was beschreven en ze zullen zeker de verwarring in de hand werken, zeker wanneer ook het fimbristylidoïde anatomietype op een dergelijke wijze wordt beschreven. Het is wellicht nuttig om wat meer eenvormigheid in deze terminologie te brengen en een poging daartoe is ondernomen in het hoofdstuk anatomie.

#### 4. Bespreking

Aan de taxonomische positie van de 4 soorten die dit genus samenstellen, valt naar mijn mening niet meer te twijfelen: Rikliella is een hoog geëvolueerd taxon uit de Cypereae, dat wellicht via Lipocarpa en "Hemicarpa" uit mariscoïde voorlopers is ontstaan. Echte overgangsvormen of fossielen van taxa tussen Mariscus en Lipocarpa zijn helaas niet bekend, en wat hier wordt beweerd, is slechts -maar toch ook- de meest aannemelijke verklaring van de waargenomen morfologische, embryografische en anatomische verschijnselen.

Het groepje van deze drie genera, Lipocarpa, "Hemicarpa" en Rikliella is anderzijds zeer interessant, omdat het daarbij gaat om enkele relatief recent ontstane genera die nog dicht bij elkaar staan en die ons nu een evolutief netwerk tonen, waarvan de ontwarring een boeiend probleem biedt.

Lipocarpa lijkt de basis te vormen, vermits van het aartje zowel gluma als profyl hier nog aanwezig zijn; verder is dit ook het soortenrijkste genus van de drie en het enige dat op elk tropisch kontinent aanwezig is met endemische soorten. Uit deze basisgroep evolueerden wellicht onafhankelijk van elkaar Hemicarpa s.s. in Amerika, en Rikliella s.s. in de Oude Wereld. Dit laatste genus lijkt me niet bijzonder homogeen, gezien o.a. de opvallende diversiteit in de vruchtmorfologie (GOVINDARAJALU & RAYNAL 1976: 221, fig. 1). Eenzelfde variatiepatroon is in Lipocarpa weer te vinden, en dit betekent een sterke aanwijzing dat Rikliella slechts een verzameling convergente vormen insluit, of m.a.w.: uit Lipocarpa zijn onafhankelijk van elkaar een aantal taxa ontstaan die de gluma en het profyl van het aartje hebben verloren en zo technisch gezien sterk op elkaar gaan lijken, maar onderling toch minder dicht verwant zijn dan elk afzonderlijk met hun resp. "Lipocarpa-voorouder". Indien deze hypothese korrekt zal blijken, dan moet ofwel Rikliella in Lipocarpa worden opgenomen (en dan Hemicarpa ook), ofwel moeten de overeenkomende stukken uit deze beide genera met elkaar worden verenigd en op eenzelfde niveau (genus?) worden gebracht. Een grondige en zeer gedetailleerde revisie van deze drie genera dringt zich dus op. Persoonlijk ben ik geneigd om slechts één genus Lipocarpa te erkennen, waarin een aantal groepjes verwante soorten, gezien het geringe aantal verschillen tussen de drie genera, die daarenboven in steeds meer gevallen niet meer blijken op te gaan (GOETGHEBEUR 1980: 304; WILSON 1981a: 170). Deze revisie is ondertussen doorgevoerd en heeft deze stelling volkomen bevestigd (GOETGHEBEUR & VAN DEN BORRE, 1986, in prep.).

## 9. Dulichieae

## 9. Dulichieae Reichenbach ex Schultze-Motel

## 1. Overzicht der genera

1. Dulichium L.C. Rich.: (1) E. N-Am., fossiel ook in W. Europa.
2. Blysmus Panz. ex J.A. Schult.: (4) gem. Europa, Az.

## 2. Sleutel tot de genera

- 1A. Bloemgestel een vertakte, samengestelde aar; laterale aartjes met distiche glumae ..... 1. Dulichium
- B. Bloemgestel een enkelvoudige aar, zelden een weinig vertakt aan de basis; laterale aartjes met spiralig geplaatste glumae ..... 2. Blysmus

## 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

SCHULTZE-MOTEL (1959b: 173-174) heeft bij de oprichting van deze tribus alleen een afscheiding van Dulichium op het oog gehad, omwille van de bijzondere "Synanthium"-structuur die in het bloemgestel van dit genus zou waargenomen zijn: het bloemetje zou naar zijn mening ontstaan zijn uit een vereniging van een m en een vr "bloem" elk voorzien van een "squama" die echter elk in een aantal "setae" zouden zijn verdeeld; hierbij steunt hij zich vnl. op enige anatomische kenmerken van het aartje en het bloemetje in volgroeide toestand.

Met evenveel recht kon BLASER (1944: 59, fig. 15-16) daarentegen aanvoeren dat het aartje normaal cyperoid is gestructureerd, wat door HAINES (1967: 55-56) en met omstandige argumentatie ook door EITEN (1976a: 93) als meer aannemelijk wordt gezien.

## 9. Dulichieae

Voor zover bekend hebben buiten PALLA (1905b: 2547) en VAN DER VEKEN (1964: 152-153) geen auteurs gewezen op een voor de Cyperaceae uitzonderlijk kenmerk, dat goed beschouwd enkel en alleen bij de twee hoger vermelde genera wordt aangetroffen, met name de profyl-glumae die alle op konstante wijze een 2sl bloemetje axilleren. Ook KUKKONEN (1984: 259) bespreekt dit fenomeen, dat aan deze auteur is getoond tijdens een verblijf te Gent; enige bronvermelding is echter achterwege gebleven... Ook in hun bloemstructuur en embryovorm lijken deze twee genera fel op elkaar. Al bijeen vormen deze elementen een vrij soliede basis voor de tribus Dulichieae.

Over mogelijke affiniteiten durf ik me niet goed uitspreken, maar misschien legt deze tribus wel een -erg zwakke- verbinding tussen de vrij geïsoleerde Caricoideae en de Cyperoideae. Het is evenwel best mogelijk dat het kenmerk van de fertiele profyl-gluma twee- of meermaals onafhankelijk in de familie is ontstaan.

Tenslotte wil ik er nog even op wijzen dat reeds lang voor SCHULTZE-MOTEL (l.c.) de tribus Dulichieae was erkend, o.a. door REICHENBACH (1828: 56, incl. Dulichium, Nomochloa, etc.) en PALLA (1905b: 2547, incl. Dulichium en Blysmus). Deze laatste auteurs hebben dit taxon korrekter begrepen en omschreven dan de eerste, maar door de niet-konforme publikatievorm zijn hun namen niet met de tribusnaam verbonden geraakt.



## 9.1. Dulichium

## 9.1. Dulichium L.C. Rich.

## 1. Taxonomie

Lectotype: Dulichium spathaceum (L.) L.C. Rich. (lectotypifiekatie door ?)

Het genus is gepubliceerd met 2 soorten, D. spathaceum (L.) L.C. Rich. en D. canadense L.C. Rich., die volgens KÜKEN-THAL (1952: 487) beide taxonomische synonymen zijn van D. arundinaceum (L.) Britt., gebaseerd op het oudste soortsepitheton in Cyperus (!) arundinaceus L.

Sinds haar beschrijving is deze plant niet uit de aandacht van cyperologen verdwenen. Een grote groep auteurs plaatste dit genus in de Cypereae (NEES 1834a: 283; FENZL 1836: 118; STEUDEL 1854: 2; BÖCKELER 1870: 414; PAX 1888: 107; BAILLON 1894: 355), een kleiner aantal zag de affiniteiten eerder met de "Rhynchosporae" (KUNTH 1837: 329; CLARKE 1908a: 117; KÜKEN-THAL 1952: 481-488), door één auteur werd het in de Scirpeae ondergebracht (KOYAMA 1961: 46-48, 70), maar o.a. omdat geen van deze plaatsingen echt voldoening kon schenken, is tenslotte met Dulichium als enig konstituerend genus een zelfstandige tribus Dulichieae opgericht (SCHULTZE-MOTEL 1959b: 173), wat door SCHULTZE-MOTEL (1964: 603), METCALFE (1971: 46, 52) en HOOPER (1973: 862, 866) wordt gevolgd en waarvan de inhoud hier enigzins is uitgebreid.

## 2. Gegevens per soort

1) Dulichium arundinaceum (L.) Britt.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.9.1)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de lagere bracteae dragen een enkelvoudige laterale aar.
- De assen van eerste orde vertakken volgens een open NVP; hun bracteae dragen een zittend lateraal aartje.

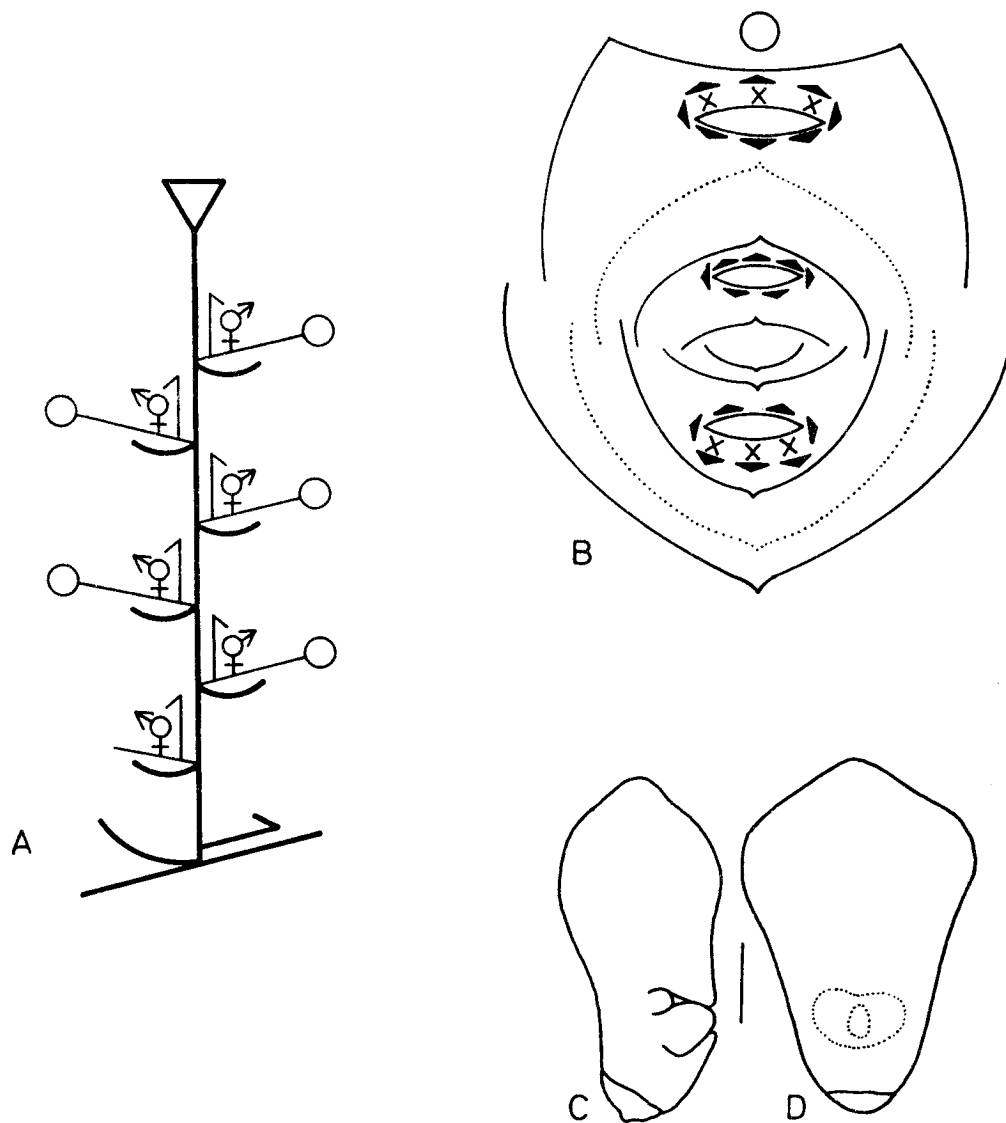


FIG. 8.9.1

Dulichium arundinaceum (L.) Britt. —A: laterale aar, zijzicht. —B lateraal aartje, bovenzicht. —C: embryo, sagittaal. —D: embryo, frontaal. (A-B: Hubbard C10, WAG; C-D: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 38A-A').

## 9.1. Dulichium

- Alle laterale aartjes bezitten een adaxiaal profyl en een 7-tal distich geplaatste glumae, die alle, ook het profyl, een 2sl bloemetje axilleren.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 abaxiale meromonandriale meeldraden met glumella, 2 laterale glumellae en 3 adaxiale glumellae, die het dimere, dorsiventraal samengedrukte gynoecium omgeven; de stijlbasis is blijvend; de bovenste bloemetjes kunnen functioneel vr zijn.

Besluit: Dulichium-type.

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 320, fig. 38A,A'; VERBELEN 1970: 161, fig. II,14)(FIG. 8.9.1)

- Sagittaal: - de omtrek is smal ellipsvormig met ingebogen flanken en licht umbonaat kotyl;
  - b1 is zeer goed, en b2 goed ontwikkeld, lateraal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, weinig ingezonken, subbasaal.
- Frontaal: - de omtrek is meer obovaal, met ingebogen flanken;
  - ks is breed ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, goed gedifferentieerd

## C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 567-568).
- HOLM (1897b: 431-436, fig. 1-8).
- PFEIFFER (1927a: 128).
- KÜKENTHAL (1952: 486).
- METCALFE (1971: 234-236, fig. 32D-F).
- LERMAN & RAYNAL (1972: 1393).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J.M. Grant s.n., USA (BR)
- C.E. Hubbard C10, Canada (WAG)
- R.A. Puissant s.n., ibid. (BR)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- De ongewone plaatsing en het aantal glumellae heeft enige auteurs ertoe aangezet om het Dulichium-bloemetje een complexe natuur toe te schrijven; het zou nl. zijn opgebouwd uit 2 laterale m "bloemetjes", elk in de oksel van een kafje (dat echter helemaal is opgesplitst in resp. 5 en 3 glumellae die slechts aan de basis met elkaar zijn vergroeid), en centraal een terminaal (of eveneens lateraal?) vr "bloemetje" (MATTFELD 1936a: 331; SCHULTZE-MOTEL 1959a: 147-151 & 1959b: 173 & 1964: 603). Met anatomische argumenten heeft men gepoogd om dit te staven, maar de meer eenvoudige benadering lijkt me toch verkieslijk, nl. deze structuur is een gewoon bloemetje, met meer dan het normale aantal glumellae, o.i.v. splitsing (zoals gekend bij Eleocharis: BLASER 1941a: 549).
- CLARKE (1909: t. 53, sub Scirpus spathaceus Krauss) heeft Dulichium afgebeeld, met funktioneel m of funktioneel vr bloemetjes. Zelf heb ik dit niet kunnen waarnemen, tenzij in sommige hogere glumae, waarvan de bloemetjes vr werden.

## B. Embryo:

- Uit de gegevens van VAN DER VEKEN (l.c.) en VERBELEN (l.c.) blijkt dat de kiemspleetvorm variabel is, van ellipsvormig naar subisodiametrisch. Deze vormvariabiliteit helpt mee de waargenomen oriëntatieverschillen in Blysmus te verklaren.

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 236) merkt inderdaad op: "There are several unusual characters in the anatomy of Dulichium which seem to indicate that its taxonomic position is somewhat isolated". Als afwijkende kenmerken zijn waargenomen: 1) de axiaal verlengde schorscellen in het rhi-zoom (niet aangegeven bij Blysmus), en 2) de buitenste vaatbundelschede in het blad is opgebouwd uit cellen van verschillende grootte (ook gezien bij Blysmus, o.c.: 71) en kan soms 2-lagig zijn.

## 4. Bespreking

Reeds veel auteurs hebben deze soort de moeite waard geacht om er een studie aan te wijden, omdat door bepaalde -maar daarom nog niet gewichtige- kenmerken dit taxon zowel met de Cypereae als met de "Rhynchosporae" affiniteiten vertoonde, nl. door resp. distiche glumae en de aanwezigheid van borstelhaaren rond het vruchtje met persistente stijlbasis.

Het open NVP en glumellae ontbreken bij alle Cypereae, maar aartjes met alle glumae distich en fertiel worden evenmin bij "Rhynchosporae" aangetroffen; vermits daarenboven nog het aartjesprofyl fertiel is, wordt het toch wel duidelijk dat dit genus niet goed in een van de klassieke tribus kan worden ingeschakeld en lijkt het verantwoord om Dulichieae de status toe te kennen die ze verdienen. Voor Dulichium alleen was dit reeds voorgesteld door SCHULTZE-MOTEL (1959a: 147-151, fig. 14, 15a, c & 1959b: 173), op grond van m.i. minder relevante argumenten, die zelfs gedeeltelijk op foutieve interpretaties berusten, waar hij vnl. geïnspireerd door MATTFELD (1938: 112) en op grond van verschillen in het afsplitsingsniveau van de vaatbundeltakken, de 5 abaxiale en de 3 adaxiale glumellae als twee sterk gemetamorfoseerde "draagblaadjes" ziet, dragers van resp. twee laterale m "bloemen" met drie meeldraden en een laterale vr "bloem"; éénmaal slechts heeft SCHULTZE-MOTEL (1959a: 149-150, fig. 15c, Taf. 4, fig. 6) gemeend de mogelijke top van de aartjesas tussen de m "bloemen" en de vr "bloem" als een klein, gereduceerd stompje te hebben waargenomen.

Het wezenlijke kenmerk van het fertiele aartjesprofyl is blijkbaar nooit opgemerkt, of minstens onnauwkeurig waargenomen door HOLM (1897b: 430; BLASER 1944: 59, fig. 15-16; KÜKENTHAL 1952: 485, 486, 488; SCHULTZE-MOTEL 1959a: 149-150 & 1959b: 173; KOYAMA 1961: 46-48; HAINES 1967: 55-56; EITEN 1976a: 93). Alleen PALLA (1905b: 2547) en VAN DER VEKEN (1964: 152-153) hebben dit fenomeen korrekt beschreven, maar helaas zijn diezelfde profyl-glumae later door de laatste auteur (1965: 320) wellicht lapsu calami als steriel aangeduid.

Voor de generische grenzen t.o.v. Blysmus, verwijs ik naar de bespreking van dit laatste genus.



## 9.2. Blysmus Panz. ex J.A. Schult., nom. cons.

---

### 1. Taxonomie

Type: Blysmus compressus (L.) Panz. ex Link.

Hoewel Nomochloa P. Beauv. ex Lestib. (met type Schoenus compressus L.!) eerder gepubliceerd was dan Blysmus, is toch door zowat alle auteurs deze laatste naam gebruikt, hetzij voor een afzonderlijk genus (NEES 1834a: 293; HEGI 1908: 42; CLAPHAM et al. 1962: 1066; EHRENDORFER 1973: 40) of voor een sectio Blysmus (Panz. ex J.A. Schult.) Koch binnen Scirpus L. (KUNTH 1837: 159; STEUDEL 1854: 83; PAX 1888: 112; ASCHERSON & GRAEBNER 1904: 328; CLARKE 1908a: 112; KOYAMA 1958: 287; HOOPER 1973: 866). Slechts BEETLE (1944: 262) heeft voor dit taxon de oudere genusnaam gebruikt en voor twee soorten een nieuwe combinatie gemaakt. Blysmus is nu echter gekonserveerd, met als type B. compressus (L.) Panz. ex Link, waardoor Nomochloa en dus BEETLE's combinaties illegitiem zijn geworden. Nomochloa is trouwens een zeer heterogeen taxon, waarin o.a. soorten uit Cyathochaeta Nees zijn opgenomen (PALLA 1889: 297).

Nog twee andere namen horen hier thuis, nl. Leptolepis Böck. (type: L. tibetica Böck.), waarbij uit de beschrijving sterke vermoedens naar Blysmus blijken, en Leiophyllum Ehrh. ex House, oorspronkelijk gepubliceerd als uninomen voor Schoenus compressus L., en later gevalideerd, maar compleet samenvallend met Blysmus.

Meer recent is een ander monotypisch genus Blysmopsis Oteng-Yeboah beschreven, gebaseerd op B. rufa (Huds.) Oteng-Yeboah, maar 1) gaat het m.i. hierbij om verschillen op soortsniveau (tabel 8.9.1) en 2) heeft de auteur geen poging ondernomen om de variabiliteit van het genus Blysmus als geheel, en dan vooral in zijn Aziatisch areaal, te overzien. Reeds MAREK (1958: 177) had op grond van niet geringe verschillen in vrucht- en wortelontwikkeling en -anatomie de wenselijkheid van een onderscheid op genusniveau gesuggereerd. Na de formele publikatie van Blysmopsis (OTENG-YEBOAH 1974a: 309) heeft diezelfde auteur de argumenten hiervoor later in detail uiteengezet (OTENG-YEBOAH 1977b).

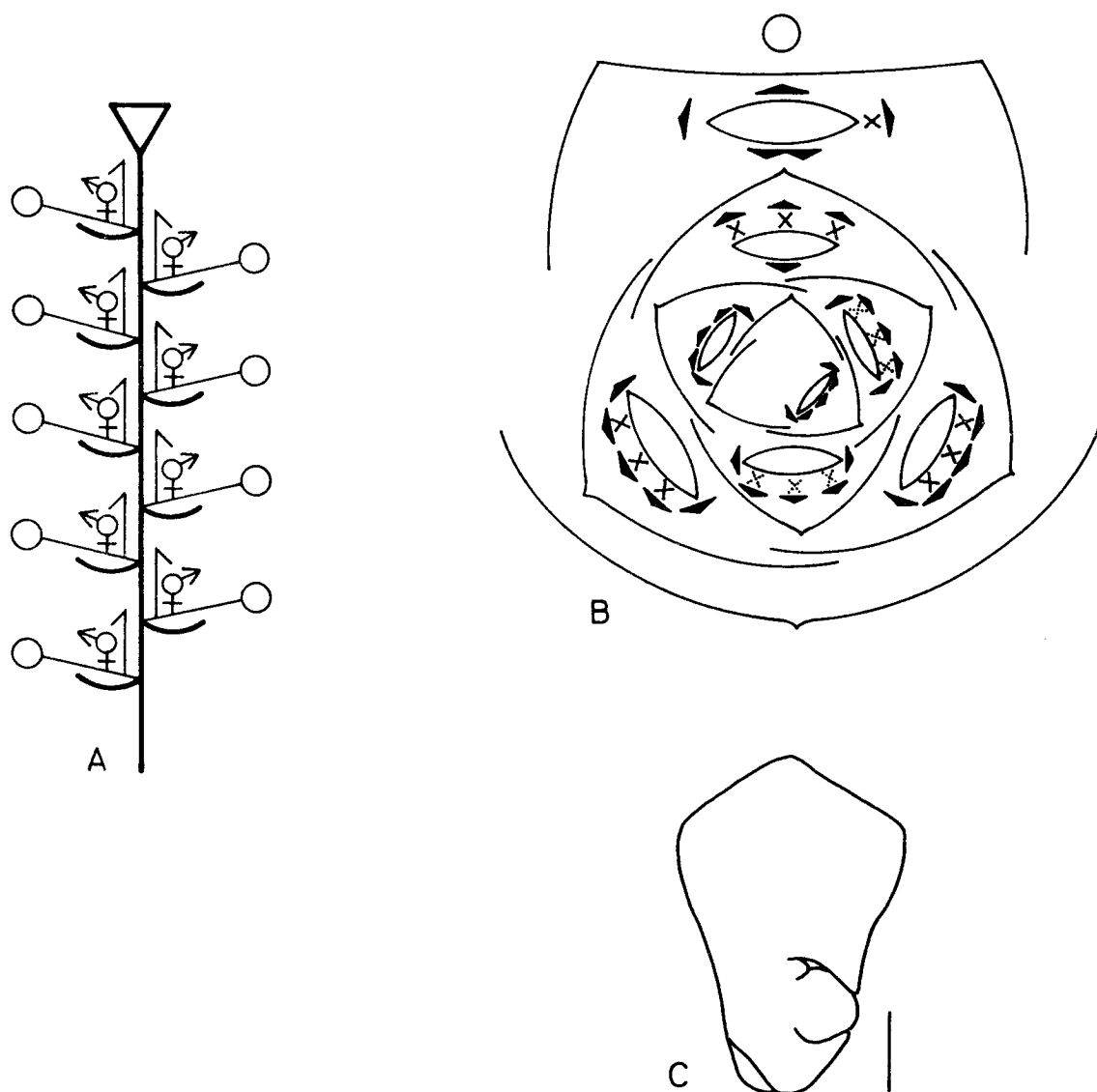


FIG. 8.9.2

Blysmus compressus (L.) Panz. ex Link -A: bloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. (A-B: Stieperaere 2027, GENT; C: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 34I).



## 9.2. Blysmus

## 2. Gegevens per soort

1) Blysmus compressus (L.) Panz. ex Link

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.9.2)

- De hoofdas vertakt volgens een min of meer dicht NVP, de 6-14 (pseudo)distiche bracteae dragen elk een lateraal aartje, het terminaal aartje is goed ontwikkeld; soms wordt een vorm aangetroffen waarin de onderste aartjes vervangen zijn door een korte aar met 2-3 aartjes.
- Een lateraal aartje bezit een fertiel profyl, een 10-tal spirotristisch geplaatste glumae waarvan de bovenste leeg zijn.
- Een terminaal aartje bezit pseudodistiche glumae.
- Een bloemetje bestaat uit 3 abaxiale meeldraden met glumella, en 2 glumellae die lateraal staan, zelden adaxiaal, die het dorsiventraal lensvormig gynoecium omgeven; de stijlbasis is blijvend; de bovenste bloemetjes zijn functioneel vr.

Besluit: Dulichium-type.

B. Embryo: (DIDRICHSEN 1894: 3 & 1897: 6, sub Scirpus caricis Retz.; VAN DER VEKEN 1965: 303, fig. 34I sub Scirpus planifolius Grim.) (FIG. 8.9.2)(\*A)

- Het kotyl is lichtjes umbonaat.
- Sagittaal: - breed obovaat met ingezonken flanken;
  - b1 is zeer goed en b2 matig ontwikkeld, basaal;
  - wk is goed ontwikkeld, weinig ingezonken, schuin lateraal.
- Frontaal: - obovaat met ingezonken flanken;
  - ks is breed ellipsvormig, langste as // b1.

Besluit: Carex-type, goed gedifferentieerd (verschilt enigszins door de schuin laterale ligging van wk en ks // b1)

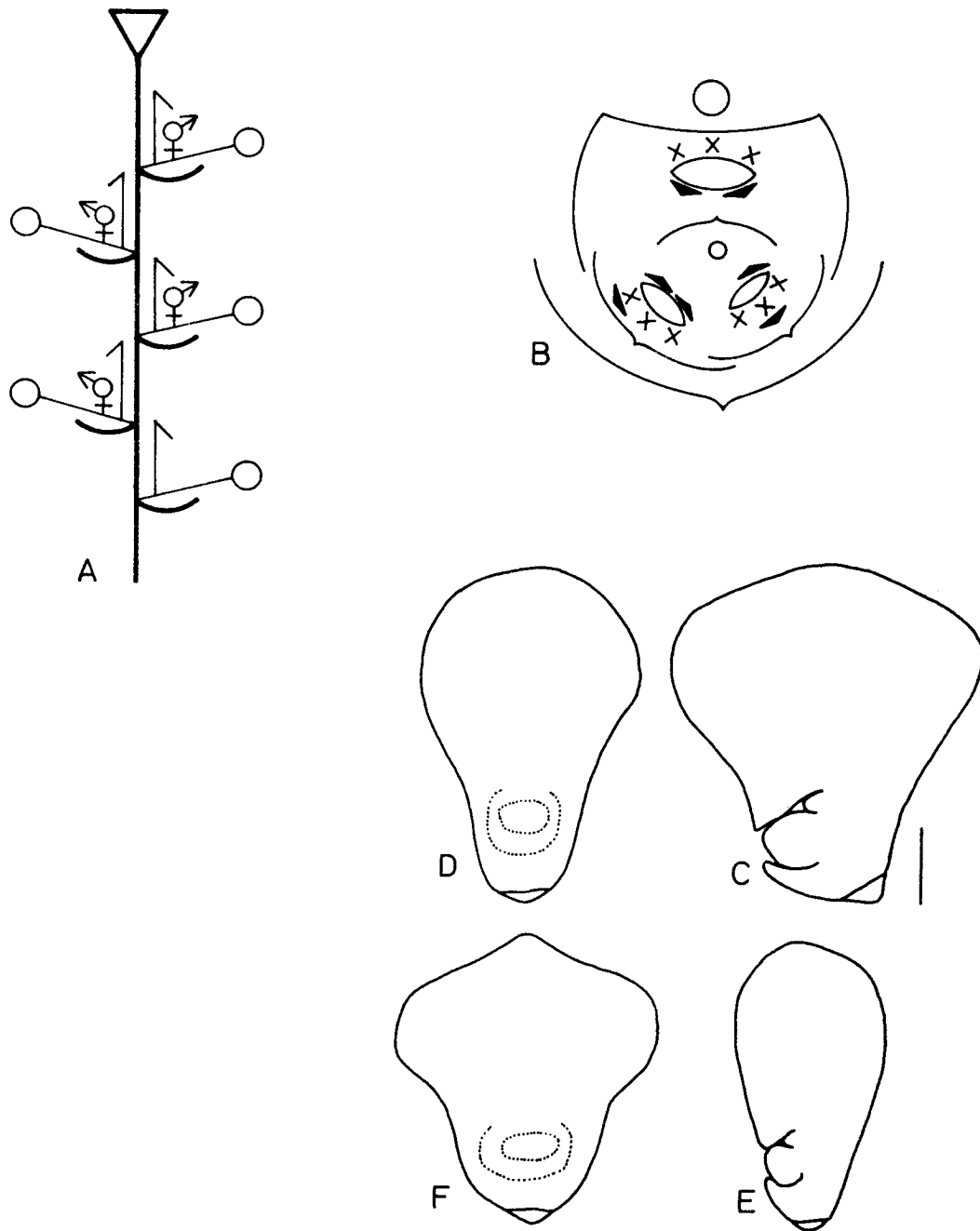


FIG. 8.9.3

*Blysmus rufus* (Huds.) Link -A: bloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. -D: embryo, frontaal. -E: embryo, sagittaal. -F: embryo, frontaal. (A-B: Vanhecke 2234, GENT; C-F: naar VERBELEN 1969: fig. 55-56).

## C. Vegetatieve anatomie:

- PALLA (1889: 297-298, Taf. 11, Abb. 5).
- RIKLI (1895: 572-573).
- MONOYER (1933: 35-38, pl. 5, sub Scirpus).
- METCALFE (1971: 90-93, fig. 14A-E).
- OTENG-YEBOAH (1977b: 400-405, fig. 1).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- P. Goetghebeur 5214, België (GENT)
- O. Sternvall s.n., 1892, Zweden (GENT)
- H. Stieperaere 2027, Frankrijk (GENT)

2) Blysmus rufus (Huds.) Link (tabel 8.9.1)

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.9.3)

- De hoofdas is vertakt volgens een min of meer verdicht NVP; de bracteae dragen elk een lateraal aartje, het terminaal aartje is goed ontwikkeld.
- Een lateraal aartje heeft aan de basis een goed ontwikkeld profyl, dat als regel een 2sl bloemetje axilleert; verder is het opgebouwd uit een aantal spiralig geplaatste glumae, die elk een 2sl bloemetje axilleren.
- Het terminale aartje is opgebouwd uit (sub)distich geplaatste glumae, die elk een 2sl bloemetje axilleren.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+0 meeldraden, met 0+(1-3) glumellae, die een dorsiventraal afgeplat, dimeer gynoecium omgeven.

Besluit: Dulichium-type.

## 9.2. Blysmus

B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1965: 303, fig. 34H; VERBELEN 1970: 161-162, fig. II, 8-9) (FIG. 8.9.3)

- In omtrek zijn ze typisch dimorf: breed sagittaal en smal frontaal, of vice versa; het kotyl is sterk verbreed, de flanken zijn duidelijk ingebogen.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 matig tot weinig, (sub)lateraal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, subbasaal gelegen.
- Frontaal: - ks is breed ellipsvormig tot bijna rond, lateraal voor b1, // b1.

Besluit: Carex-type, goed gedifferentieerd, maar met ks parallel met b1.

C. Vegetatieve anatomie:

- PALLA (1889: 301).
- RIKLI (1895: 572-573).
- OTENG-YEBOAH (1977b: 400-405, fig. 1).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- F. De Raeve 314.78, Nederland (GENT)
- B. Hedvall s.n., Zweden (GENT)
- L. Vanhecke 2234, Nederland (GENT)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Wellicht door de frekwente insluiting in Scirpus met zijn normaal bloemgestel, is de bijzondere situatie (fertiel aartjesprofiel) hier vaak over het hoofd gezien. Zover kan de foutieve interpretatie gaan, dat bvb. KOYAMA (1958: 288) beweert dat "like the inflorescence of Carex subgenus Vignea, the sessile spikelets of Blysmus also lack the prophyllum at the base".





#### B. Embryo:

- Ondanks de ks met grootste as parallel met b1, houdt VAN DER VEKEN (1965: 303) dit embryo in het Carex-type, m.i. terecht, vermits het hier gaat om een breed ellipsvormige ks. De zaken liggen duidelijk anders bij sommige embryo's van het Schoenus-type, maar met smalle, spleetvormige ks // b1, die daardoor wél tot een ander type moeten worden gerekend, het Helothrix-type (zie Schoenus, Tricostularia).

#### C. Vegetatieve anatomie:

- Even moet hier worden vermeld dat in zijn sleutel tot de 8 uit Scirpus s.l. erkende genera, PALLA (1889: 301) de twee meest bekende Blysmus-soorten niet samen kon uitsleutelen, in tegenstelling tot de situatie bij de andere genera. Dit heeft ongetwijfeld OTENG-YEBOAH (1974a: 309) mede geïnspireerd tot de oprichting van Blysmopsis.

Tabel 8.9.1 : Blysmus versus Blysmopsis

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Blysmus</u></b>	<b><u>Blysmopsis</u></b>
<i>Levensvorm</i>	doorlevend, met rizoom	=
<i>Stengel</i>		
- doorsnede		
- luchtholten	-	+
- vaatbundels	1 kring	1 kring + tussen de luchtholten
<i>Blad</i>		
- stekeltjes	+	-
- dwarsprofiel		
<i>Anatomie</i>	eucyperoid	=
<i>Bloemgestel</i>	enkelvoudige aar	=
<i>Glumastand</i>	spirotristisch	=
<i>Glumellae</i>		
- aantal	3 - 6	=
- versiering	retrors ruw	antrors papilleus
- stekels / papillen	dikwandig, scherp	dunwandig, afgerond
<i>Meeldraden</i>		
- aantal	3	=
- antherakam	gestekeld	glad - papilleus
<i>Stijltakken</i>	2	=
<i>Vruchtwand</i>		
- exocarp	1-lagig	=
- mesocarp	2 - 3-lagig	ca. 10-lagig
- endocarp	1-lagig	=
- ontogenese	endogeen	exogeen
<i>Embryotype</i>	Carex	=
<i>Chromosoomgetal n</i>	22, 39, 40	20

#### 4. Bespreking

Deze soorten hebben in veel mindere mate dan Dulichium als studieobject gediend; de oorzaak hiervan moet wellicht worden gezocht in het feit dat Blysmus slechts recent weer als genus wordt onderscheiden, terwijl het lange tijd in Scirpus was opgenomen en zo onopgemerkt bleef, wat opnieuw het mogelijke belang van monotypische genera en het voordeel van "splitting" aantoonst.

Door het uitzonderlijk karakter van de fertiele profylglumae, en bevestigd door het embryotype en de bloemetjesbouw valt Blysmus dus duidelijk buiten de Scirpeae en hoort het op zijn plaats in de Dulichieae.

Een aantal gelijkenissen en verschillen tussen beide besproken soorten worden hier uit OTENG-YEBOAH (1977b), VAN DER VEKEN (1965: 303, fig. H-I), MAREK (1958: 177) en eigen waarnemingen in tabelvorm samengevat (tabel 8.9.1). Op 21 kenmerken merken we 10 punten van overeenkomst en 11 verschilpunten op; bijgevolg zal de persoonlijke voorkeur van de auteur de doorslag geven bij het al of niet scheiden op genusniveau.

In de bekende sleutel van PALLA (1889: 301) komen de besproken taxa ver uiteen te liggen, een unieke situatie daarvoor een genus, alhoewel dit in de tekst (o.c.: 298) niet zo sterk tot uiting komt: "...zeigt im wesentliche einen ganz ähnliche Bau". Men zou hierin een argument kunnen vinden voor een generische scheiding. Persoonlijk ben ik niet geneigd om Blysmopsis te aanvaarden, vooral omdat slechts twee soorten uit Blysmus goed zijn gekend. Een scheiding zou me evenwel verantwoord lijken na een studie van de Centraal- en Oostaziatische soorten, waarbij de opvallend scherpe grens tussen de vermelde twee soorten moet worden bevestigd. Indien echter zou blijken dat deze "nieuwe" soorten eerder de grens doen vervagen, dan is het duidelijk dat we de afsplitsing van Blysmopsis niet kunnen aanvaarden.

Binnen de tribus is Blysmus (s.l.) makkelijk af te scheiden van Dulichium, door 1) het niet of vrijwel niet vertakte aarvormige bloemgestel (bij Dulichium: pluimvormig vertakt), 2) de spiralige stand van de glumae bij de laterale aartjes (bij Dulichium: distich), 3) het Euraziatisch areaal (Dulichium is Amerikaans, hoewel fossiele resten uit Europa bekend zijn).

Tabel 8.10.1 : Een vergelijking van de Arthrostyleidae-genera

Kenmerk	<u>Trichoschoenus</u>	<u>Actinoschoenus</u>	<u>Actinoschoenus ? yunnanensis</u>	<u>Arthrostylis</u>	<u>Trachystylis</u>
<i>Bladlarina</i>	-	-	+	-	+
<i>Bloemgestel</i>					
- zijassen	+	-	+	+	+
- gestrekt	-	-	-	-	+
<i>Rachillavleugels</i>	±	++	++	-	±
<i>Glumae</i>					
- stand	distich	distich	distich	spiralig	spiralig
- aantal	3	4 - 6	6	5	6 - 7
<i>Bloemetje</i>					
- aantal A	3	3	3	6	2
- aantal G	3	3	3	3	2
- stijlbasis	blijvend	afvallend	afvallend ?	afvallend	afvallend
- beharing stijltakken	dicht, kort	ijl - dicht, kort	?	dicht, lang	dicht, kort
<i>Embryo</i>					
- ligging bl	schuin lateraal	lateraal	?	sublateraal	lateraal
- ligging wk	schuin lateraal	(sub)basaal	?	subbasaal	(sub)basaal
- vorm ks	spleetvormig tot smal ellipsvormig	ellipsvormig	?	breed ellipsvormig	smal tot breed ellipsvormig
- ligging ks	dwars op bl	variabel ?	?	// bl ?	// bl



# 10. Arthrostylideae Goetgh., trib. nov. provis.

---

## 1. Overzicht der genera

1. Arthrostylis R.Br.: (1) N. Austr.
2. Actinoschoenus Benth.: (3) Gabon, SE. Zaïre, Zambia, Madag., Sri Lanka, SE. Az., Filipp., Nieuw-Caled.
3. Trichoschoenus J. Rayn.: (1) Madag.
4. Trachystylis S.T. Blake: (1) E. Austr.

## 2. Sleutel tot de genera (tabel 8.10.1)

- 1A. Bloemetje met 2 meeldraden, gynoecium met 2 stijltakken; bloemgestel vaak met gestrekte zijassen; glumae spirotristisch; bladeren met goed ontwikkelde lamina ..... Trachystylis
- B. Bloemetje met 3-6 meeldraden, gynoecium met 3 stijltakken; bloemgestel steeds samengetrokken ..... 2
- 2A. Aartje met slechts 3 goed ontwikkelde distiche glumae; stijlbasis kort konisch verbreed, blijvend ..... Trichoschoenus
- B. Aartje met 4-6 goed ontwikkelde glumae; stijlbasis langwerpig konisch verbreed, afvallend ..... 3
- 3A. Aartje met spirotristische glumae; rachilla niet gevleugeld; meeldraden meestal 6; stijltakken zeer dicht en lang, wollig behaard ..... Arthrostylis
- B. Aartje met distiche glumae; rachilla sterk gevleugeld; meeldraden 3; stijltakken ijl tot dicht, maar steeds kort behaard ..... Actinoschoenus

## 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

Deze vier kleine genera vormen een vrij eenvoudig herkenbare eenheid binnen de rhynchosporoïde groep. Hun insluiting hierbij is niet zelden betwist en affiniteiten naar de fimbri-stylidoïde groep werden geponeerd (zie taxonomie van de afzonderlijke genera!), hoewel nu toch m.i. voldoende overtuigend materiaal is verzameld om de rhynchosporoïde natuur met quasi zekerheid te kunnen stellen: embryografische (VAN DER VEKEN 1964 & 1965; VANHECKE 1970 & 1974; deze studie), anatomische (KAPHAHN 1905; PFEIFFER 1927a; CHERMEZON 1928; RAYNAL 1968b; METCALFE 1971) en bloeimorfologische (deze studie) kenmerken zijn alle in overeenstemming met wat gewoonlijk bij de rhynchosporoïde planten wordt gevonden, en duidelijk verschillend van de fimbri-stylidoïde situatie.

Niet toevallig werd in de protoloog van elke genusbeschrijving, vanzelfsprekend met uitzondering van Arthrostylis (de eerste!), steeds de mogelijke affiniteit met een of meer van de andere genera vermeld. Wellicht werd dit primair veroorzaakt door de sterk gelijkende habitus, die a.h.w. als signaal fungeerde, waardoor dan ook in detail naar meer gefundeerde punten van overeenkomst werd gespeurd.

De belangrijkste differentiërende kenmerken t.o.v. de meeste of veel andere rhynchosporoïde genera worden nu even opgesomd:

- 1) het hele bloemgestel is opgebouwd uitsluitend volgens het NVP;
- 2) de primaire bracteae staan zeer dicht opeengedrongen aan de top van de bloeistengel;
- 3) bij alle bracteae ontbreekt de gesloten bladschede;
- 4) de glumae vallen, elkaar omhullend, alle samen af;
- 5) het afbreken verloopt langs een zuiver scheurvlak, soms aan de basis van de glumae, soms schijnbaar een eindje meer naar boven; het basale deel dat op de rachilla achterblijft wordt hier geïnterpreteerd als een vleugelvormige uitgroei van de rachilla, dus niet behorend tot de gluma;
- 6) de rachilla-internodia zijn bijgevolg zuiver begrensd en daarenboven lichtjes tot iets meer gestrekt, waardoor de structuur na het afvallen van de glumae mooi zichtbaar wordt;

- 7) glumellae zijn helemaal niet ontwikkeld;
- 8) het vruchtoppervlak vertoont een lichte maar toch opvallende tekening, gevormd door kleine, nauw aaneensluitende, min of meer hexagonaal-isodiametrische figuurtjes (op de ribben in de hoogterichting gestrekt), waarvan het centrum wat lager is dan de randen (min of meer foveolaat-reticulaat);
- 9) de vruchtwand bestaat uit een heel dun exocarp, een hard, min of meer benig, matig dik mesocarp, en een taai-vezelig, wat dunner endocarp;
- 10) de algemene omtrek van het embryo is tolvormig, en door de ligging van b1 en wk behoort het tot het Carex-type of het licht verschillende Schoenus-type; b1 en wk zijn steeds goed ontwikkeld, de ks lijkt enigzins variabel van vorm.

Het geheel van de opgesomde differentiërende en gekorreleerde kenmerken maakt dat deze vier genera met recht als een te individualiseren taxon zijn te erkennen, en hier is besloten om dit op tribusniveau te brengen, temeer omdat het een van de weinige rhynchosporoïde subgroepen is die dergelijke relatief duidelijke grenzen bezit.

Affiniteiten zijn vastgesteld met:

- 1) Tricostularia, omwille van de afscheurende glumae en gelijkende rachillabouw, maar embryo, bloemgestel en bloemetje zijn (sterk) verschillend;
- 2) Fimbristylis en Abildgaardia, omwille van de gelijkende bloemgestelbouw, structuur van de zaadhuid, en de stempelhaaren met onregelmatig ringvormige constricties;
- 3) Schoenus, omwille van min of meer gelijkende anatomische kenmerken, zoals aangetoond door CHERMEZON (1928: 247) en METCALFE (1971: 78-79, 526).

Het is goed mogelijk dat de rhynchosporoïde groep, zoals veel auteurs menen, polyfyletisch uit verschillende andere tribus van de Cyperoideae (en zelfs uit de Mapanioideae?) is ontstaan. In die optiek mag de mogelijke gemeenschappelijke oorsprong van Arthrostylideae en Abildgaardieae niet uit het oog worden verloren; in voorkomend geval kan worden gesteld dat beide tribus reeds lang zijn uiteengegroeid, en hun eventuele gemeenschappelijke oorsprong moet wel erg ver in het verleden worden gezocht.

Onderling vormen de 4 genera min of meer een reeks verwanten, waarvan elk een of meer bijzondere, gespecialiseerde trekjes vertoont (cf. de bespreking van de afzonderlijke genera). In tabel 8.10.1 worden de genera onderling met elkaar vergeleken op enkele min of meer differentiërende kenmerken.

Het blijven niettemin vrij geringe verschillen, maar door het geringe soortenaantal en vandaar het ontbreken van overgangsvormen tussen de extremen worden ze toch makkelijk als genera onderscheiden en gehandhaafd. Om nog even de onvolprezen RAYNAL (1967b: 95) te citeren: "Enfin, l'affinité avec Arthrostylis, endémique australien, est un fort argument en faveur de l'origine lémurienne du genre Actinoschoenus, petit groupe probablement ancien, dont la répartition actuelle offre un caractère relictuel accentué".

Dit citaat geldt evenzeer voor de Arthrostylideae in hun geheel, en het lijkt inderdaad vrij moeilijk om de huidige bestaande hiaten tussen de genera nog op te vullen, of om mogelijke fylogenetische lijnen tussen de genera te trekken, vooral doordat elk een aantal gespecialiseerde kenmerken bezit en bijgevolg een eindje van de evolutielijn is weggegroeid.

## 10.1. Arthrostylis R.Br.

### 1. Taxonomie

Type: Arthrostylis aphylla R.Br.

Uit een groepje van 4 verwante genera (Arthrostylideae) is dit genus het eerst beschreven, met A. aphylla R.Br. als enige soort. BROWN (1810: 229) bracht dit genus in verband met en plaatste het precies tussen Abildgaardia en Rhynchospora in: niet zo toevallig was dit reeds een duidelijke voorafbeelding van de latere betwisting over de natuurlijke affiniteit van dit genus... Bij FITZGERALD (1918: 121) vinden we een soort, die wellicht hier thuishoort, in Fimbristylis opgenomen als F. arthrostyloides (!), ondanks de volgende opmerking daarbij: "the species is separated from Section Abildgaardia of Fimbristylis by the 1-flowered spikelets. It closely approaches Arthrostylis R.Br."

Het blijkt nu dat ook hier een bekend fenomeen voor -evenzeer bekende- problemen heeft gezorgd, nl. het voorkomen van oppervlakkige gelijkenissen met niet-verwante genera, waardoor de werkelijke, fylogenetische positie van dit taxon is verduisterd: er bestaan inderdaad gelijkenissen met Abildgaardia, maar die zijn oppervlakkig, "toevallig", terwijl de gelijkenissen met Rhynchospora, zoals zal worden aangetoond, van meer fundamentele aard zijn en in de weegschaal zwaarder doorwegen.

Verder is er ook nogal wat onenigheid geweest over de begrenzing van Arthrostylis, konkreet: over het al of niet insluiten van Actinoschoenus. Het lijkt me een vrij steriele discussie, gezien de oplossing die de monograaf KÜKENTHAL (1944b: 196) heeft voorgesteld: insluiting, maar dan op het niveau van subgenus. Blijkbaar zijn er verschillen aanwezig, maar het eigenlijke probleem ligt in de waardering die men eraan toekent. Hier wordt Arthrostylis s.s. aangehouden, omwille van de redenen opgenomen in tabel 8.10.1 en verderop behandeld bij de bespreking van ditzelfde genus.

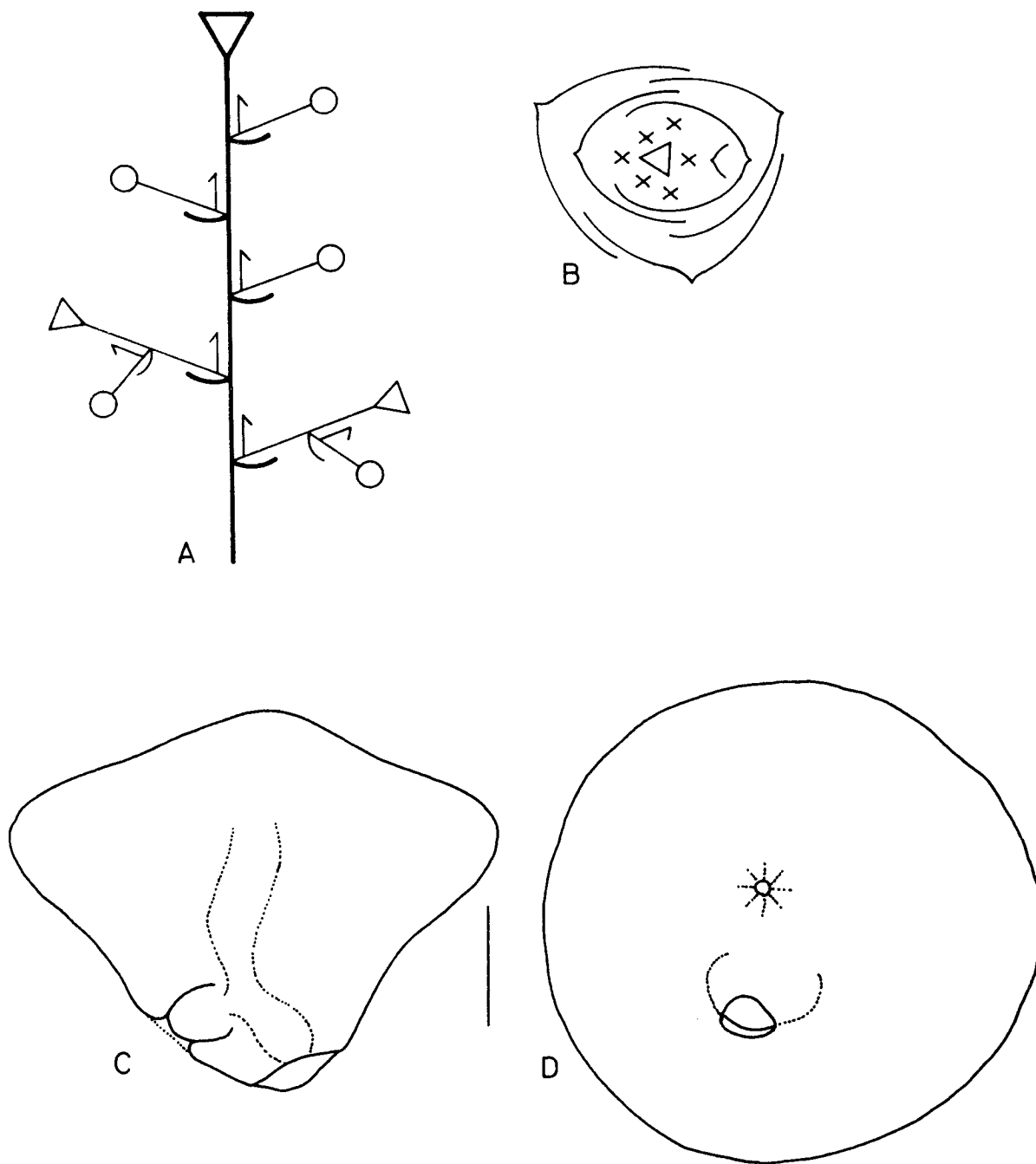


FIG. 8.10.1

*Arthrostylis aphylla* R.Br. -A: bloemgestel, zijzicht. -B: terminaal aartje, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. -D: embryo, basaal. (A-B: Brass 19529, L; C-D: Brass 18669, L).

## 2. Gegevens per soort

1) Arthrostylis aphylla R.Br.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.10.1)

- Hoofdas en eventuele zijassen vertakken volgens een dicht NVP; de profyllen zijn goed ontwikkeld; de bracteae bezitten geen gesloten bladschede: de aartjes zijn ongesteeld.
- Het aartje is opgebouwd uit 5 spiralig geplaatste glumae, en een rudiment van een zesde; de glumae lossen makkelijk en volgens een zuiver scheurvlak van de rachilla.
- Gluma 4 axilleert een 2sl bloemetje, omhuld door de hogere gluma.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 meeldraden, zonder glumellae, en een trimeer gynoecium; de stijlbasis is wat verbreed, maar afvallend met de rest van de stijl; de drie stijltakken zijn dicht bezet met lange, papilvormige haren, die na de bloei krimpen en onregelmatige insnoeringen vertonen, voor zover op het beschikbare materiaal waarneembaar.

Besluit: Arthrostylis-type.

## B. Embryo: (FIG. 8.10.1)

- Alleen onvolgroeide embryo's uit halfrijpe vruchtjes konden worden bestudeerd.
- Sagittaal: - tolvormig, met wat ingezonken flanken;
  - b1 goed ontwikkeld, sublateraal;
  - wk goed ontwikkeld, subbasaal.
- Frontaal: - tolvormig, met wat ingezonken flanken;
  - ks nog niet dichtgegroeid, breed ellipsvormig (langste as // b1).

Besluit: misschien overgang Carex- naar Schoenus-type, vrij goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 147).
- METCALFE (1971: 77-79, fig. 11).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- S.T. Blake c.s. 23327, Australië (BRI)
- L.J. Brass 18669, *ibid.* (L)
- L.J. Brass 19529, *ibid.* (K p.p., L)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- De dicht behaarde stijltakken hebben ook CLARKE (1909: t. 101) geïnteresseerd, want deze auteur geeft bij zijn figuur ook een afbeelding van twee types meercellige (!) haren die hij op de stijl heeft gezien. Op het mij beschikbare materiaal heb ik dit niet kunnen waarnemen, aangezien de haartjes min of meer aangetast en vervormd leken.

## B. Embryo:

- VAN DER VEKEN (1964: 166 & 1965: 328) vermeldt een embryo van het Schoenus-type (d.w.z. met ks dwars op b1), maar zonder figuur of expliciete beschrijving van de ks-oriëntatie; het bestudeerde materiaal is evenmin aangegeven.

## C. Vegetatieve anatomie:

- Bij het materiaal dat door METCALFE (1971: 79) is bestudeerd, bevindt zich ook A. kennyi F.M. Bailey, een soort die nu meestal in Schoenus wordt gezet. Onwetend hiervan, is de kommentaar van METCALFE (1971: l.c.): "There are notable differences between the culms of the 2 species examined, but nevertheless it seems as if both species are sufficiently similar to be included in the same genus".



#### 4. Bespreking

Boven elke twijfel staat nu wel vast dat dit genus -en zijn verwanten!- van rhynchosporoïde natuur zijn (zie bespreking Arthrostylideae).

Enige differentiërende kenmerken t.a.v. zijn verwanten zijn in tabelvorm verenigd (tabel 8.10.1). Nieuw waargenomen of tenminste pas hier expliciet vermelde verschillpunten zijn gelegen in de secundaire embryografische kenmerken, de ontwikkelingsgraad van de rachillavleugels, en de plaatsing van de glumae, waar merkwaardigerwijze nog niemand voordien heeft op gewezen.

Het lijkt erop dat deze feiten genoeg grond bieden aan een onderscheid op genusniveau tussen Arthrostylis en zijn -misschien?- nauwe verwant Actinoschoenus. Binnen de groep blijkt Arthrostylis het minst gespecialiseerd, door de spirotristische plaatsing van de glumae, het quasi ontbreken van rachilla-vleugels, en het voorkomen van 3+3 meeldraden. De wollig behaarde stijltakken anderzijds zijn wellicht niet zo oorspronkelijk.



## 10.2. Actinoschoenus Benth.

---

### 1. Taxonomie

Type: Actinoschoenus filiformis (Thw.) Benth.

Reeds bij de bewerking van het Australische materiaal voor zijn flora had BENTHAM (1878: 422-423) er zijn twijfels over uitgesproken of enkele extra-Australische soorten die in Arthrostylis waren opgenomen, of die wel degelijk in dat genus thuishoorden, dan wel beter als afzonderlijk genus waren te beschouwen, of eventueel zelfs in Fimbristylis moesten worden opgenomen. Iets later heeft hij de knoop doorgesneden (BENTHAM 1881g: 33) en beschreef toen een nieuw genus Actinoschoenus met A. filiformis (Thw.) Benth. als typesoort.

Opnieuw hebben diverse auteurs zich door oppervlakkige gelijkenissen laten verleiden om deze soorten in Fimbristylis in te sluiten (CLARKE 1894b: 601, 1903: 247 & 1908a: 109; MERRILL 1923: 127; KERN 1955: 160 & 1974: 591; KOYAMA 1974: 302), hoewel KERN (1974: 542-543) toegeeft dat "it may be better to reinstate the genus Actinoschoenus", omwille van het verschillend embryotype, de eucyperoïde anatomie en de "gearticuleerde rachilla" (een foutieve interpretatie!). KOYAMA (l.c.) daarentegen blijft een nauwe verwantschap met Fimbristylis sectio Abildgaardia volhouden, omwille van een gelijkende vruchtwandversiering en distich geplaatste glumae; Actinoschoenus ziet hij zelfs "undoubtedly" als een hooggespecialiseerde zijtak van Abildgaardia, met armbloemige aartjes. CHERMEZON (1928) daarentegen heeft bijzonder helder de argumenten pro en contra besproken, en komt tot de konklusie dat Actinoschoenus in de "Schoeneae, au voisinage des Arthrostylis, Cladium, Schoenus" is te plaatsen (CHERMEZON 1928: 247), een mening waar we ons kunnen bij aansluiten. BLAKE (1969: 5) geeft een klare, historische schets van de taxonomische opvattingen over dit genus.

Over de soorten schreef BENTHAM (1881g: 33): "The three species of Actinoschoenus closely resemble each other, but come from such different countries that they can scarcely be united as varieties without further evidence". Deze soortsafbakening heeft inderdaad nog voor veel problemen gezorgd, ongeveer elke auteur hield er zowat een eigen systeem op na. Best gefundeerd lijkt evenwel de bewerking door RAYNAL (1967b), en die wordt hier gevolgd.

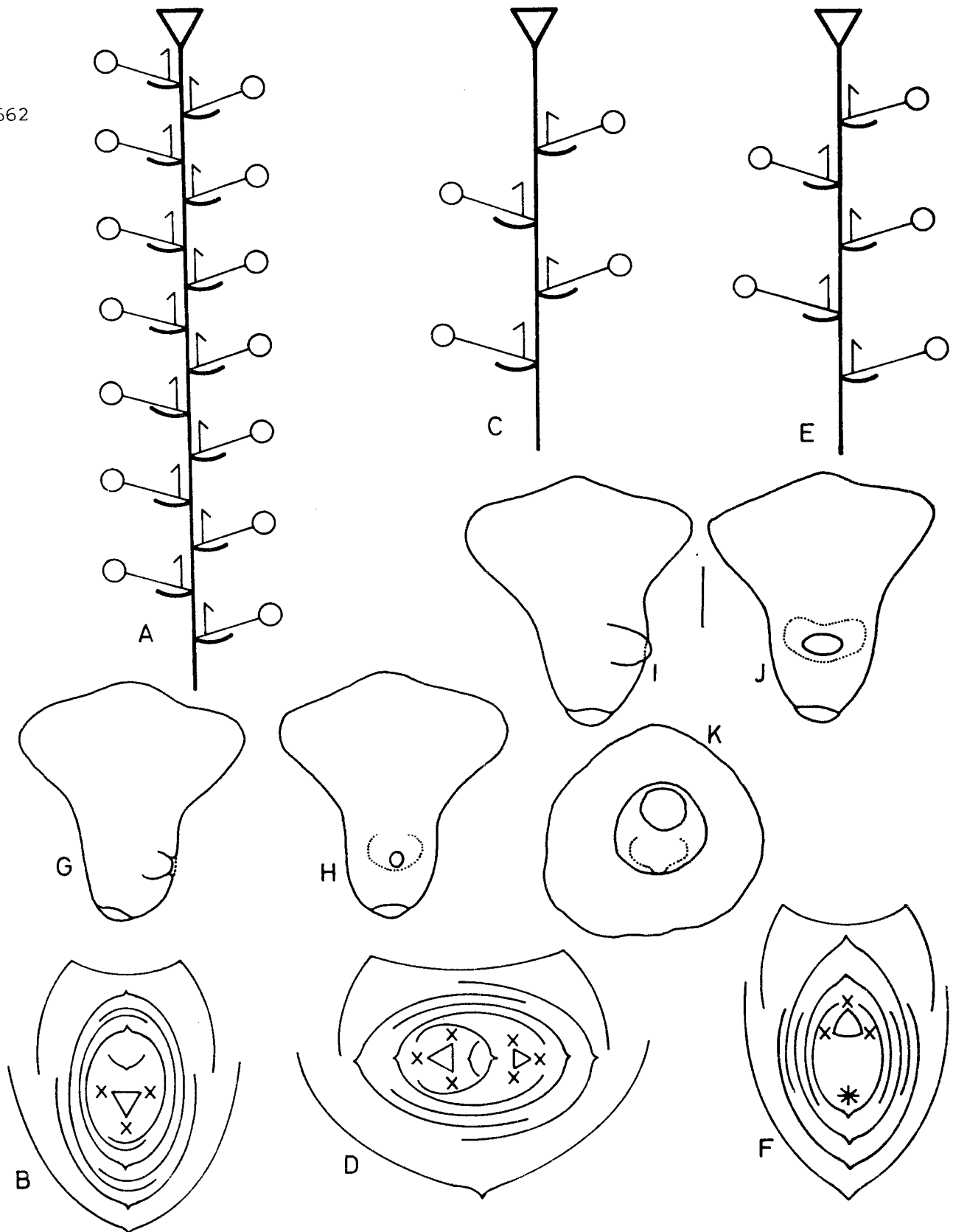


FIG. 8.10.2

*Actinoschoenus filiformis* (Thw.) Benth. —A: bloemgestel, zijzicht. —B: lateraal aartje, bovenzicht. (A-B: van Beusekom c.s. 4573, L).

*A. repens* J. Raynal —C: bloemgestel, zijzicht. —D: lateraal aartje, bovenzicht. (C-D: Lisowski c.s. 3914, BRVU).

*A. thouarsii* Benth. —E: bloemgestel, zijzicht. —F: lateraal aartje, bovenzicht. —G: embryo, sagittaal. —H: embryo, frontaal. —I: embryo, sagittaal. —J: id., frontaal. —K: id., basaal. (E-F: Lam & Meeuse 5547, BR; G-H: naar VAN DER VEKEN 1965: fig. 39I-I'; I-K: naar VANHECKE 1970: fig. 59).

## 2. Gegevens per soort

1) Actinoschoenus filiformis (Thw.) Benth.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.10.2)

- De hoofdas vertakt volgens een dicht NVP; de bracteae bezitten geen gesloten bladschede, de aartjes zijn ongesteeld; de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- Het aartje is opgebouwd uit 4 goed ontwikkelde, distiche glumae en een rudimentaire vijfde; de glumae lossen vrij makkelijk en met een zuiver scheurvlak een eind boven hun vasthechtingsbasis van de rachilla; de rachilla heeft korte internodia.
- Gluma 3 axilleert een 2sl bloemetje, dat door de hogere gluma 4 wordt omhuld.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden zonder glumella en een trimeer gynoecium; de stijlbasis is verdikt, maar afvallend met de rest van de stijl.

Besluit: Arthrostylis-type.

## B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 260-261).
- PFEIFFER (1927a: 147-148).
- METCALFE (1971: 69-71, fig. 10).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- C.F. van Beusekom c.s. 4573, Thailand (L)

2) Actinoschoenus repens J. Raynal

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.10.2)(\*A)

- Zoals bij A. filiformis, maar met minder aartjes.
- Het aartje zelf bestaat uit 6-7 distiche glumae, waarvan de vijfde, resp. de zesde de grootste is, daarboven vinden we steeds nog een rudimentaire zesde, resp. zevende gluma; de glumae komen los van hun basisdeel (of meer waarschijnlijk: uitgegroeide rand van rachilla-internodia) langs een zuiver scheurvlak.
- Gluma 4, resp. 5 axilleert een 2sl bloemetje, telkens door de hogere gluma omhuld; zelden is een tweede, minder goed ontwikkeld bloemetje aanwezig, in de oksel van de lagere gluma.

Besluit: Arthrostylis-type.

B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes voorhanden.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- Lisowski, Malaisse & Symoens 3914, Zaïre (K)
- Lisowski, Malaisse & Symoens 12900, *ibid.* (BR)

3) Actinoschoenus thouarsii (Kunth) Benth.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.10.2)

- Zoals bij A. filiformis, maar met minder aartjes.
- De aartjes bestaan uit 5 distiche glumae, met een 2s1 bloemetje in de oksel van gluma 4, omhuld door gluma 5; tussen het bloemetje en gluma 5 is een zeer sterk gereduceerde astop waarneembaar, lijkend op een rudimentair bloemetje, maar de precieze natuur is evenwel moeilijk met zekerheid vast te stellen.

## B. Embryo: (VAN DER VEKEN 1964: 160, pl. 42, 6-9 &amp; 1965: 326; VANHECKE 1970: 58-60, fig. 59 &amp; 1974: 396, fig. 46) (FIG. 8.10.2)

- Beide auteurs beschrijven of tekenen een b1 dat uit de ks te voorschijn treedt, en de ks vorm blijkt te variëren: misschien zijn nog niet volgroeide embryo's bestudeerd.
- Sagittaal: - hoog tolvormig met verbreed kotyl, en ingezonken flanken;
  - b1 goed ontwikkeld, lateraal;
  - wk goed ontwikkeld, basaal.
- Frontaal: - omtrek als sagittaal;
  - ks ellipsvormig, ligging t.o.v. b1 variabel (bij onvolgroeide embryo's?).

Besluit: Carex-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 147-148).
- CHERMEZON (1928).
- CHERMEZON (1937: 224).
- METCALFE (1971: 69-71, fig. 10).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Lam & Meeuse 5547, Madagascar (BR)

- 4) Actinoschoenus yunnanensis (C.B. Clarke) Goetgh., comb. nov. provis.

A. Bloemgestel:

- Hoofdas en zijassen vertakken volgens een dicht NVP; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- Een aartje bestaat uit 7 distiche glumae, de bovenste is rudimentair; de glumae scheuren zuiver af van de sterk gevleugelde rachilla, waardoor de internodia vrij goed zichtbaar worden.
- Gluma 2 en 3 axilleren elk een 2sl bloemetje, telkens door de hogere gluma omhuld; KERN (1960: 648) beschrijft aartjes met 3-7 bloemen, wellicht waargenomen op foutief gedetermineerd materiaal.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden zonder glumella, en een trimeer gynoecium; de stijlbasis is verdikt en schijnt pas laat (of niet?) afvallend (CLARKE 1903: 247).

Besluit: Arthrostylis-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- C.F. van Beusekom c.s. 1133, Thailand (L)



### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- CHERMEZON (1928: 242) heeft het over "cette fleur unique paraît bien terminale"; zoals reeds uiteengezet in de algemene hoofdstukken over bloemgestel- en aartjesbouw, en ook hier nogmaals is aangetoond door het voorkomen van hogere glumae, gaat het in werkelijkheid om een lateraal bloemetje, geaxilleerd door de voorlaatste goed ontwikkelde gluma.
- CHERMEZON (1928: 242) en RAYNAL (1967b: 92) beschrijven de bovenste gluma als "fertiel", d.w.z. een bloemetje axillerend. Opnieuw, door de ligging van de meeldraden (abaxiaal) en de ligging van de drie ribben op het vruchtje t.o.v. de voorlaatste goed ontwikkelde gluma (1 van de ribben t.h.v. de middennerf) kan duidelijk worden bewezen dat deze gluma het bloemetje axilleert, en niet de bovenste, die weliswaar het bloemetje omhult, maar slechts in schijn axilleert: een typisch rhynchosporoïd kenmerk.
- CHERMEZON (1928: 242) vermeldt verder een "désarticulation en bloc de l'épillet" voor A. thouarsii en KERN (1960: 648) hetzelfde voor A. yunnanensis. Dit steunt echter op verkeerde waarnemingen, die reeds door RAYNAL (1967b: 90) zijn gecorrigeerd: de elkaar stevig omsluitende glumae breken of scheuren af van de rachilla, en vallen zo alle tegelijk, terwijl de korte rachilla op de hoofdas blijft vastgehecht.
- Volgens RAYNAL (1967b: 90) scheuren de glumae door een eindje boven hun vasthechtingsbasis op de rachilla en blijft dus de gluma-basis op de rachilla vastgehecht. Dit verschijnsel is inderdaad waarneembaar, maar vermoedelijk gaat het niet om de gluma-basis, maar om een vleugelvormige uitgroeiing van de rachilla zelf. Deze opvatting vindt haar grond in een andere waarneming aan de top van de rachilla: bij A. filiformis en A. thouarsii is de astop niet aan de basis van het afscheurende en blijvende deel van de bovenste gluma te vinden, maar aan de top ervan en centraal. De eenvoudigste en tevens ook meest voor de hand liggende verklaring is bijgevolg is de zoëven aangehaalde. Daarenboven zijn ook vlakken, boven en onder de scheurlijn, textureel verschillend.

B. Embryo: —

C. Vegetatieve anatomie:

- De uitzonderlijke ligging van de vaatbundels in de stengel maken dit genus in de Cyperaceae vrij ongewoon en eenvoudig herkenbaar (METCALFE 1971: 70-71, fig. 10c).

#### 4. Bespreking

Een bespreking van het algemene kader in de rhynchosporoïde groep, en binnen deze groep als tribus, is te vinden bij de discussie van de Arthrostylideae.

De differentiërende kenmerken van dit genus zijn opgenomen in tabel 8.10.1, en nog eens aangehaald bij de bespreking van de -misschien- nauwe verwant Arthrostylis. Als geëvolueerde kenmerken zijn hier wellicht te vermelden: de distich geplaatste glumae, de goed ontwikkelde rachillavleugels.

Nog even een woordje over Actinoschoenus yunnanensis, een soort die tot nu toe als Fimbristylis yunnanensis C.B. Clarke bekend stond (TURRILL 1912: 425; KERN 1960: 648 & 1974: 591). Reeds CLARKE (1903: 247) en KERN (l.c.) hadden gewezen op de grote gelijkenis met Actinoschoenus thouarsii. Door een gedetailleerde studie van het bloemgestel kon hier worden aangetoond dat deze soort niet alleen lijkt op A. thouarsii, maar zelfs als nauw verwante soort in ditzelfde genus moet worden opgenomen. Het is alleen te betreuren dat geen rijpe vruchtjes beschikbaar waren voor embryografisch onderzoek, en dat anatomische gegevens nog steeds ontbreken; beide studies zullen ongetwijfeld rhynchosporoïde kenmerken opleveren.

### 10.3. Trichoschoenus J. Rayn.

---

#### 1. Taxonomie

Type: Trichoschoenus bosseri J. Rayn.

Dit vrij recent beschreven monotypisch genus is door zijn auteur onmiddellijk met zijn werkelijke verwanten in verband gebracht, nl. Actinoschoenus (RAYNAL 1968b: 223), zij het dan met enige twijfel. In de bespreking hier wordt aangetoond dat deze positie inderdaad naar alle waarschijnlijkheid korrekt is, omdat alle gebruikte kenmerken die elementen uit de rhynchosporiïde groep van de fimbristylidoïde kunnen onderscheiden, inderdaad in de eerste richting wijzen, en meer bepaald naar Arthrostylis en verwanten.

#### 2. Gegevens per soort

##### 1) Trichoschoenus bosseri J. Rayn.

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.10.3)(\*A)

- Hoofdas vertakt volgens een dicht NVP, zijassen zijn niet vertakt; de bractae hebben geen gesloten bladschede; de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- Het aartje is opgebouwd uit 3 distiche glumae; de glumae lossen langs een zuiver scheurvlak van de rachilla, waardoor de korte internodia duidelijk waarneembaar zijn.
- Gluma 2 axilleert een 2sl bloemetje, dat door de hogere gluma 3 wordt omhuld; soms is tussen gluma 3 en de ad-axiale zijde van het vruchtje een rudimentaire rachilla-top (of vierde gluma?) merkbaar.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden zonder glumella, en een trimeer gynoecium; de stijlbasis is verdikt en blijvend als een stomp konische, aflopende verdikking; de stijltakken vertonen papillen, die echter geen ringvormige verdikkingen bezitten.

Besluit: Arthrostylis-type.

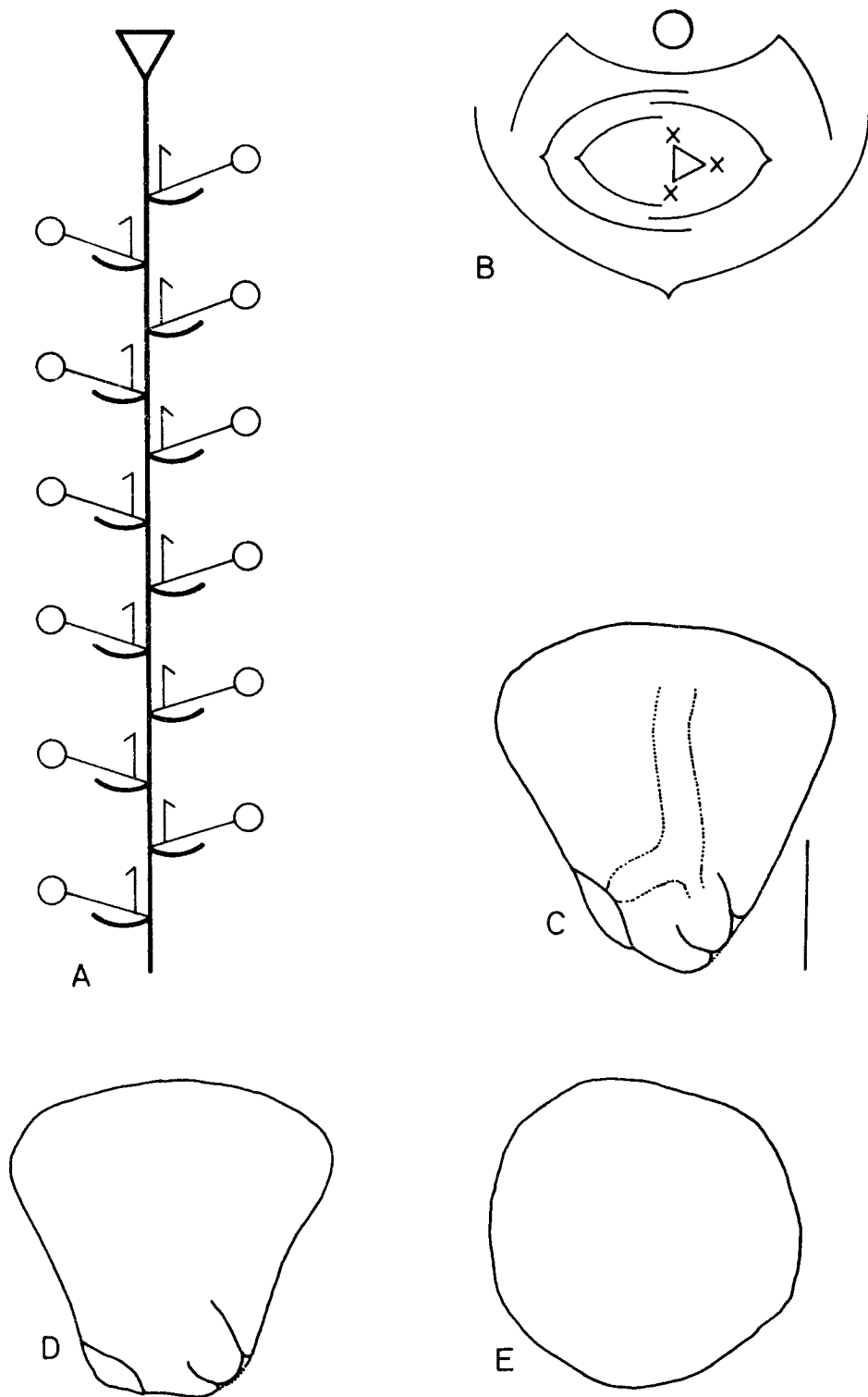


FIG. 8.10.3

*Trichoschoenus bosseri* J. Raynal -A: bloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aar-  
 tje, bovenzicht. -C-D: embryo, sagittaal. -E: embryo, apikaal. (A-E: Humbert  
 28576, p).

## B. Embryo: (FIG. 8.10.3)

- Sagittaal: - obovaat tot tolvormig, met licht ingezonken flanken;
  - b1 goed ontwikkeld, schuin lateraal;
  - wk goed ontwikkeld, schuin lateraal.
- Frontaal: - omtrek als sagittaal;
  - ks smal spleetvormig tot smal ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- RAYNAL (1968b: 223).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- H. Humbert 28576, Madagascar (P)

## 3. Bespreking

Dezelfde algemene opmerkingen als voor de voorgaande twee genera gelden ook hier.

De bijzondere kenmerken die moeten worden vermeld, zijn: de blijvende, kort konische stijlbasis, het geringe aantal glumae, de distiche plaatsing ervan, en het embryo van het Schoenus-type.

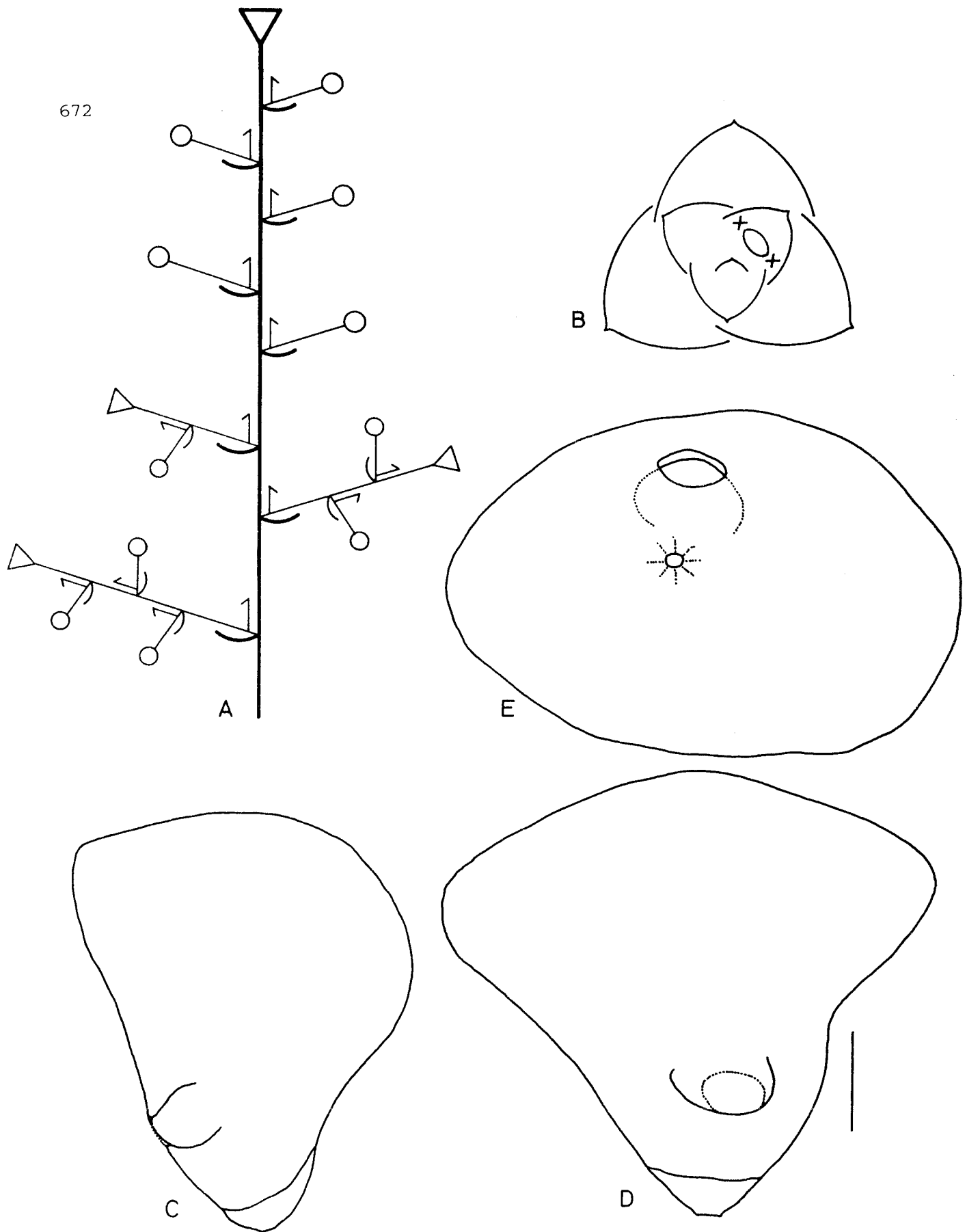


FIG. 8.10.4

*Trachystylis stradbokensis* (Domin) Kük. -A: bloemgestel, zijzicht. -B: aar-  
 tje, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. -E: id., basaal.  
 (A-E: Blake 22673, L).

#### 10.4. Trachystylis S.T. Blake

---

##### 1. Taxonomie

Type: Trachystylis foliosa S.T. Blake, nom. illeg. (= T. stradbrokensis (Domin) Kük.)

Opnieuw gaat het hier om een monotypisch genus, waarvan de enige soort lang onopgemerkt was gebleven, wellicht omdat die door DOMIN (1915: 476) vreemd genoeg in Cladium was opgenomen als C. stradbrokense, een genus waar deze soort duidelijk niet in thuishoort. BLAKE (1937: 89) heeft als eerste de originaliteit ervan opgemerkt en beschreef, onwetend van de vorige auteur, Trachystylis foliosa. Het is tenslotte KÜKENTHAL (1952: 496) die de identiteit van beide taxa heeft vastgesteld en bijgevolg de nodige combinatie Trachystylis stradbrokensis (Domin) Kük. heeft kunnen maken.

Over de taxonomische positie van deze ene soort in de Cyperaceae is reeds een aantal keer geschreven. BLAKE (1937: 89) plaatst die in de omgeving van Actinoschoenus en Arthrostylis. KOYAMA (1956: 65) maakt er Machaerina stradbrokensis van, zonder enige kritische beschouwing, maar eerder als gevolg van een automatisch uitgevoerde nieuwe combinatie n.a.v. zijn toenmalige splitsing van Cladium s.l. in Cladium s.s. en Machaerina. KERN (1959: 267 & 1974: 540) neemt dit genus op in Fimbristylis, zoals te verwachten viel uit zijn beoordeling van Actinoschoenus: hij heeft inderdaad alleen met enkele uitwendig morfologische, maar convergente kenmerken rekening gehouden, en niet met het totaal van morfologische en anatomische gegevens, die toen reeds vrij duidelijk in de rhynchosporoïde richting wezen, zeker nu ook nog biochemische en embryografische gegevens bekend zijn geworden. KOYAMA (1961: 71) heeft zich toch door KERN laten overtuigen en nam deze soort eveneens in Fimbristylis op. KÜKENTHAL (1952: 493-497), BLAKE (1969: 5, 24) en VANHECKE (1974: 386-389) handhaven Trachystylis als een goed gekarakteriseerd genus, in de nabijheid van Actinoschoenus.

##### 2. Gegevens per soort

###### 1) Trachystylis stradbrokensis (Domin) Kük.

###### A. Bloemgestel: (FIG. 8.10.4)(\*A)

- Hoofdas en zijassen vertakken volgens een dicht NVP, met het laagste internodium van de laagste zijassen meestal gestrekt; de bracteae bezitten geen gesloten bladschede, de profyllen zijn goed ontwikkeld.

## 10.4. Trachystylis

- Het aartje is opgebouwd uit 6-7 goed ontwikkelde, spirotristisch geplaatste glumae, die langs een zuiver scheurvlak makkelijk loskomen van de licht gevleugelde rachilla, waardoor de internodia duidelijk zichtbaar komen.
- Gluma 5, resp. 6 axilleert een 2sl bloemetje, dat door de hogere gluma wordt omhuld; soms is tussen gluma 6, resp. 7 en de adaxiale zijde van het vruchtje nog een rudimentaire rachillatop zichtbaar.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2 meeldraden zonder glumella, en een dorsiventraal afgeplat, dimeer gynoeceum; de stijlbasis is verdikt maar valt af samen met de rest van de stijl; de stijltakken zijn vrij dicht bezet met papillen, die na de bloei enkele onregelmatige insnoeringen kunnen vertonen.

Besluit: Arthrostylis-type.

## B. Embryo: (VANHECKE 1974: 387, fig. 47) (FIG. 8.10.4)

- Het vruchtje is hier dorsiventraal afgeplat, lensvormig, en dit brengt met zich mee dat het embryo dimorf kan zijn (VAN DER VEKEN 1965: 290); naast dit klassiek dimorfisme lijkt hier nog een tussenvorm waarneembaar, waarbij b1 niet zuiver in het brede vlak, nog zuiver in het smalle vlak ligt, maar schuin tussen beide in.
- Het brede vlak is tolvormig, met ingezonken flanken en een zeer breed kotyl; het smalle vlak is smal en hoog tolvormig, met slechts licht ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 goed ontwikkeld, lateraal;  
                  - wk goed ontwikkeld, (sub)basaal.
- Frontaal: - ks smal tot breed ellipsvormig, met de langste as // b1.

Besluit: Carex-type.

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 524-526).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- S.T. Blake 22673, Australië (L)



### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- BLAKE (1937: 89 & 1969: 24) beschrijft het zeldzame voorkomen van aartjes met 2 bloemetjes, en het blijkt dat de rachilla-internodia tussen deze bloemetjes iets verlengd zijn, ca. 1 mm lang. Bij het materiaal dat me van deze soort ter beschikking stond, heb ik geen 2-bloemige aartjes gevonden, wel bij Actinoschoenus repens en A. yunnanensis, en ook in die gevallen zijn de betreffende internodia "iets" langer dan normaal.
- Ook een bijzonder kenmerk van de rachilla-internodia nl. het bezit van vleugelvormige uitgroeijingen (schijnbaar blijvende basisdelen van afgescheurde glumae) is niet aan de aandacht van BLAKE (1937: 89) ontsnapt "...internodus inter flores elongatus, alatus,..."
- Volgens KÜKENTHAL (1952: 494) zou de rachilla bij rijpheid samen met de glumae in zijn geheel afvallen. Dit lijkt vrij onwaarschijnlijk, gezien de duidelijke articulatie die aan de basis van de glumae merkbaar is, en het gemak waarmee die ook van de rachilla worden afgescheurd. Het blijft evenwel mogelijk dat ook aan de basis van de rachilla een articulatie kan worden gevonden, die bij rijpheid het afvallen ervan bevordert, maar dit verschijnsel is tijdens deze studie niet waargenomen.

#### B. Embryo: —

#### C. Vegetatieve anatomie: —

### 4. Bespreking

Net als voor de andere genera, wordt hier voor een algemene situering verwezen naar de tribusbespreking.

Binnen de tribus vertoont dit genus, net zoals de andere, ook enige merkwaardige afwijkingen: een bloemgestel met gestrekte zijassen, bloemetjes met 2 meeldraden en een dimeer gynoecium.

Het eerste kenmerk is eerder als oorspronkelijk te beschouwen, net zoals de spirotristische plaatsing van de glumae en de aanwezigheid van goed ontwikkelde bladlaminae. Het tweede kenmerk is duidelijk geëvolueerd: deze combinatie wijst opnieuw op de reliktuële aard van dit taxon en zijn verwanten.



## 11. Rhynchosporeae Nees ex Fenzl

---

### 1. Overzicht der genera

1. Rhynchospora Vahl: (200) kosmopoliet, vooral in trop. en subtrop. Am.
2. Pleurostachys Brongn.: (50) trop. en subtrop. Z-Am.

### 2. Sleutel tot de genera

- 1A. Glumellae bovenaan dicht veervormig; glumae ovaal, afgerond op de rug; aartjes eirond, klein (1-2 mm); bloemgestel pluimvormig geëtagereerd met grote, bladachtige bracteae ..... Pleurostachys
- B. Glumellae glad of iets ruw; glumae meestal langwerpig, gekield; aartjes groter en meestal slanker, spoelvormig; bloemgestel anders ..... Rhynchospora

### 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

Deze tribus wordt meestal veel ruimer opgevat (FENZL 1836: 112-114; KUNTH 1837: 274-338; STEUDEL 1854: 134-167; BENTHAM 1883: 1038; KOYAMA 1961: 72-74; HOOPER 1973: 862-865; KERN 1974: 452), en soms werd ze zelfs op het niveau van onderfamilie gebracht (ASCHERSON & GRAEBNER 1904: 339; PFEIFFER 1925e: 467; KÜKENTHAL 1938a: 1).

Omwillen van een vermeend belangrijk onderscheid hebben dus enige auteurs gemeend deze groep als onderfamilie te moeten onderscheiden. De oorzaak en start van deze misvatting kan worden gesitueerd bij PAX (1886: 290) en CELAKOVSKY (1887), die beweerden dat de aartjes hier cymeus zouden zijn opgebouwd, dit in fundamentele tegenstelling tot de duidelijk racemeuse aartjes van de andere Cyperaceae (meer details in hoofdstuk 2B). Deze hypothese hebben we reeds duidelijk ontkracht, waardoor hét argument voor de oprichting van een onderfamilie Rhynchosporoideae komt te vervallen.

Komen we dus terug op het tribusniveau, dan moet allereerst worden opgemerkt, indien één brede tribus wordt aangehouden, dat dan de naam Rhynchosporeae moet worden vervangen door de oudste naam in rang, Schoeneae Dum. (GOETGHEBEUR 1985: 619).

Verder zal dan ook reeds duidelijk zijn geworden, dat hier deze brede tribusopvatting niet wordt gevolgd. Enerzijds beweert KERN (1958: 708) dat "I agree with HOLTUM (1948) in whose opinion Rhynchosporeae probably represent a series of developments in different lines from the condition of Scirpus rather than a coherent tribe", en volgens METCALFE (1969: 787-788) is "this tribe...anatomically heterogeneous and its composition in terms of genera appears to need revision". Parallele evolutie uit scirpoïde groepen kan inderdaad aan de basis liggen van de opvallende veelvormigheid in deze groep. Toch is er anderzijds een merkwaardig fenomeen konstant waarneembaar bij deze planten, nl. de omhulling van een lager bloemetje door de hogere gluma (in bloeiende toestand!), zoals duidelijk aangegeven (als eerste?) door HAINES (1967: 62): "the peculiarity of the tribe lies in the enwrapping glumes, not in a cymose structure". Ook bij HAINES & LYE (1977: 238-240) en GOETGHEBEUR (1981a: fig. 28-31) wordt hier duidelijk op gewezen. En ook KERN (1962b: 222) moet toegeven dat "in the group often referred to as subfamily Rhynchosporoideae interrelationships are very intricate".

Om het probleem van deze dubbele tegenspraak enigzins te omzeilen heb ik besloten om 1) enkele goed herkenbare groepjes genera (a.h.v. 1 of meer synapomorfieën) op tribusniveau te onderscheiden, nl. Dulichieae, Arthrostylideae, Rhynchosporeae s.s. en om 2) de rest van de genera die zich inderdaad moeilijk in blokken laten verdelen, als een geheel te behandelen, waarbij mogelijke verwanten dicht bijeen worden gezet. Voor deze wellicht nog heterogene en dus verder op te splitsen groep wordt hier voorlopig de beschikbare naam Schoeneae Dum. gebruikt.

Voor de synapomorfieën van de Dulichieae en Arthrostylideae kan ik verwijzen naar de bespreking onder deze resp. tribus; hier moeten nu de Rhynchosporeae s.s. van de andere rhynchosporoïden worden onderscheiden. Het eenvoudigst waar te nemen en te omschrijven kenmerk ligt in het dorsiventraal afgeplat, min of meer lensvormig vruchtje, gekroond door de gedifferentieerde, uitgroeiende en blijvende stijlbasis, een uniek fenomeen binnen de rhynchosporoïde groep. Andere, maar minder duidelijke en minder differentiërende kenmerken vinden we in de aartjes, die hier een uitgesproken neiging vertonen tot vorming van 2 of meer (tot meer dan 50!) vruchtjes. Tenslotte nog een andere interessante vaststelling, nl. beide genera die deze tribus samenstellen zijn ofwel exclusief Zuidamerikaans (Pleurostachys) of zijn best ontwikkeld en meest gedifferentieerd in Zuid-Amerika met (sub)endemische infragenerische taxa (Rhynchospora met Psilocarya, Dichromena,...).

### 11.1. Rhynchospora Vahl, nom. cons.

---

#### 1. Taxonomie

Type: R. alba (L.) Vahl, typ. cons.

Dit is een vrij omvangrijk genus, dat vooral op het (Zuid)Amerikaanse kontinent een grote ontwikkeling heeft gekend. In dit genus kunnen we habitueel zeer verschillende gedaanten aantreffen, maar toch blijft het genus vrij goed herkenbaar door het gekombineerde bezit van een (wisselend) aantal eigenschappen in de aartjes en de bloemetjes: distich of tristich geplaatste glumae, vaak glumellae (borstelhaartjes) aanwezig, 1 of 2 stijltakken, konisch verdikte en op het vruchtje blijvende stijlbasis.

Net door deze buitengewone habituele vormenrijkdom hebben enkele auteurs zich laten verleiden om uit Rhynchospora een groot aantal, letterlijk tientallen kleine genera af te splitsen, en die bevatten telkens slechts 1 of enkele soorten (KOYAMA 1972: 24-25). Veel hiervan worden door de monograaf KÜKEN-THAL (1949, 1950a+b, 1951) naar de synonymie verwezen onder één (of meer) van zijn infragenerische verdelingen, en de meeste van die namen worden hier maar kort besproken. Worden meer uitvoerig -chronologisch- besproken, enkele taxa die een wat langer onafhankelijk bestaan hebben gekend of waarover veel verwarrende of onduidelijke waarnemingen zijn gepubliceerd.

Vooreerst dus -chronologisch- de mindere goden, genera die behalve bij hun beschrijving (quasi) nooit op dat niveau hebben gefungeerd. Spermodon P. Beauv. ex Lestib. en Zosterospermon P. Beauv. ex Lestib. zijn beide zonder soorten gepubliceerd, en pas later door andere auteurs voorzien van soorten, die nu tot Rhynchospora worden gerekend. Pterotheca K.B. Presl, Calyptrostylis Nees, Ceratoschoenus Nees, Diplochaete Nees, Echinoschoenus Nees et Meyen ex Nees, Haplostylis Nees, Mitrospora Nees, Morisia Nees, non J. Gay zijn alle monotypische genera, gebaseerd op Rhynchospora-soorten, terwijl Cephaloschoenus Nees, Haloschoenus Nees en Psilocarya Torr. met meerdere soorten, syntypi, zijn gepubliceerd. Sphaeroschoenus Arnott ex W.J. Hook. & Arnott was bedoeld als substituut voor Morisia Nees, non J. Gay, en niet, zoals aangeduid in FARR c.s. (1979: 1644), voor Haplostylis Nees. Leptoschoenus Nees en Hygrocharis Nees zijn weer monotypisch, Asteroschoenus Nees en Ephippiorhyn-

chium Nees zijn op meerdere soorten gebaseerd. Het monotypische Ptilochaeta Nees is nu verworpen t.v.v. het jongere homonym Ptilochaeta Turcz. Calyptralepis Steud., Ptilosciadium Steud. en Trichochaeta Steud. zijn weer monotypische genera. Tenslotte Phaeocephalum Ehrh. ex House was oorspronkelijk beschreven als uninomen voor Rhynchospora fusca (L.) Ait. f. en is pas veel later gevalideerd. Voor x Raymondiella wordt verwezen naar de Aanvullende gegevens.

#### 1) Dichromena Vahl:

Dit exclusief Amerikaanse taxon werd vroeger heel vaak als genus afzonderlijk gehouden, buiten Rhynchospora, en zeker door de Amerikaanse auteurs (overzicht bij PFEIFFER 1935a: 89; KÜKENTHAL 1949: 383). Enkeligen zagen zelfs affiniteiten met Cyperus (BENTHAM 1883: 1039, 1047; HOLM 1897d: 299) of de Scirpeae (BEETLE 1944: 262), maar die misleiding door oppervlakkige gelijkenissen, m.a.w. analogieën, kende geen navolging. Meer recent wordt Dichromena evenwel toch in Rhynchospora opgenomen, ook door de "Amerikanen" (PFEIFFER 1935a: 88-91; GROSS 1941: 212-213; KÜKENTHAL 1949; LINDEMAN & VAN DONSELAAR 1971: 428; DAVIDSE 1974: 529; THOMAS 1984). De aansluiting bij en in Rhynchospora laat zich verrechtvaardigen door het bezit van de zeer kenmerkend gevormde, blijvende stijlbasis, en een sterk gelijkend embryotype.

Als differentiërende eigenschappen voor Dichromena worden vaak vermeld: het hoofdjesachtig samengetrokken bloemgestel, de distiche plaatsing van de glumae, de witte of kaneelkleurige glumae (annex entomofilie), het ontbreken van glumellae, maar zoals PFEIFFER (l.c.) en KÜKENTHAL (l.c.) hebben aangetoond, komen al deze kenmerken ook wel bij andere Rhynchospora-soorten voor, en zelfs binnen een soort kan bvb. de vorm van de glumellae sterk variëren (HILL 1906; RAYNAL 1967d: 519, fig. 2). De combinatie ervan echter lijkt wel uniek, en daarom wordt Dichromena ook binnen Rhynchospora meest als een afzonderlijk subgenus aangehouden. Aangezien Dichromena ouder is, moest het jongere Rhynchospora worden gekonserveerd.

#### 2) Psilocarya Torr.:

Deze groep van bijna (!) exclusief Amerikaanse soorten verschilt nog minder van Rhynchospora dan de vorige; hier ontbreken nl. de glumellae volledig, maar verder zijn er noch habituele, noch embryografische, noch anatomische verschillen te noteren. Wellicht zijn ze onderling toch wel min of meer nauw verwant, en lijkt het zinvol om ze, net als de Dichromena-soorten, binnen Rhynchospora als een eigen entiteit te behouden.

3) Syntrinema Pfeiffer:

Dit monotypisch, Braziliaans genus is sinds de beschrijving door PFEIFFER (1925b) niet zelden geassocieerd geraakt met de Hypolytreae s.l., en dat is eigenlijk niet zo verwonderlijk, aangezien deze auteur inderdaad gedeeltelijk, voor wat het bloemgestel en de aartjesstructuur betreft, Chorizandra-materiaal aan het beschrijven is geweest (BALLARD 1934; EITEN 1976b: 121-127, fig. 1-21). BALLARD (l.c.) sluit als eerste deze soort in bij Rhynchospora als R. confusa Ball., wellicht om daarmee PFEIFFER te "honoreren" voor zijn verwarde behandeling. KÜKEN-THAL (1949: 472-473) volgt BALLARD, maar KOYAMA (1967b: 47), die Syntrinema alleen kent via PFEIFFER (l.c.), ziet dit taxon als mogelijke verwant van de Chrysitrichinae. EITEN (l.c.) plaatst na een bijzonder gedetailleerde studie van het Syntrinema-typemateriaal dit genus als een nieuw tribus Syntrinemateae in de onderfamilie Mapanioideae, o.a. omdat de bloemetjes hier niet de voor Hypolytreae s.l. kenmerkende laterale, gekielde glumellae bezitten. De bloemetjes van deze soort beschouwt ze omwille van een wat bijzondere positie van glumellae en meeldraden als "pseudanthia", terwijl bij Rhynchospora "true flowers" zouden voorkomen.

Deze misvatting komt natuurlijk ook weer voort uit misbegrepen homologierelaties, die nochtans niet bestonden bij BALLARD (l.c.), waar de grote gelijkenis met Rhynchospora helder werd aangetoond, en waar ook een verklaring wordt geboden voor de naamvorming (die is nl. gebaseerd op een vreemde, maar voor Rhynchospora niet ongewone vergroeiing of verkleving van de meeldraden).

Het aartje van Syntrinema is heel klassiek rhynchosporoid: 10-12 distiche glumae, waarvan de onderste leeg zijn, dan volgen er meestal 2 met een 2sl bloemetje, daarboven tot 6 glumae met elk een m bloemetje, tenslotte soms nog een lege gluma; het 2sl bloemetje heeft 3+3 glumellae, 3+0 meeldraden, en een dorsiventraal afgeplat dimeer gynoecium, met blijvende, verdikte stijlbasis. Het bloemdiagram bij EITEN (1976b: fig. 21) beantwoordt aan deze structuur, maar de onderdelen zijn duidelijk wat verschoven geraakt, en zoals getoond op haar figuren 17-18 ook gedeeltelijk met de bloemas vergroeid (zie Fuirena!). Ook haar schematische laterale voorstelling in haar figuur 13 wijkt principieel niet af van wat in deze studie als de structuur van een rhynchosporoid bloemetje wordt beschouwd, behalve in één opzicht: de bedoelde figuur maakt geen onderscheid tussen de twee basale, laterale, gekielde glumellae van de Hypolytreae en deze van Syntrinema.

4) Micropapyrus Suess.:

Vermits voor de studie van dit monotypisch genus geen materiaal beschikbaar was, moet ik me net als bij Syntrinema volledig steunen op een analyse van de litteratuurgegevens omtrent M. viviparoides Suess., die in dit geval gelukkig meer dan behoorlijk gedetailleerd zijn.

Vooreerst is er de oorspronkelijke beschrijving van SUESSENGUTH (1943: 116-118, fig. 3-5), waarin reeds gewezen wordt op de gelijkenis met Rhynchospora door de bouw van het vruchtje, maar "ohne dass der Apiculus des Ovars indes abgegliedert ist": dit laatste wordt evenwel niet bevestigd door EITEN (1976b: fig. 160), waar integendeel een scheidingslijn tussen de stijlbasis en het ovarium wordt getekend.

Het wezenlijk verschil waardoor Micropapyrus zich van alle andere Cyperaceae zou onderscheiden, ligt in de bouw van de sexuele structuren (SUESSENGUTH 1943: 117): wat zich in de oksel van een gluma bevindt zou een "Scheinblüte" zijn, opgebouwd uit 2 meeldraden aan de basis van een gesteeld gynoecium, dat zelf is omringd door 3 borstelharen die hoger dan de meeldraden staan ingeplant. Ook SCHULTZE-MOTEL (1959a: 162-163) en EITEN (1976b: 179-180, fig. 164) gaan hiermee min of meer akkoord en verklaren deze structuur als een pseudanthium, samengesteld uit eenslachtige bloemetjes. Het bijhorende diagram (SUESSENGUTH 1943: Taf. 9, fig. 3-4) is gedeeltelijk fout: de twee meeldraden liggen zeker niet zover adaxiaal, maar iets meer lateraal van het gynoecium (EITEN 1976b: fig. 161), en dan kan deze structuur heel eenvoudig als een normaal 2sl bloemetje worden verklaard; alleen zijn de glumellae van de binnenste krans basaal met de steel van het vruchtje vergroeid en lijken daardoor hoger ingeplant dan de meeldraden van de buitenste krans (cf. bespreking bloembouw - algemeen, en Fuirena).

Bijgevolg moeten de Micropapyrus-, de Mapania- en de Rhynchospora-bloemetjes alle aan elkaar homoloog worden beschouwd, en het sterke onderscheid dat de drie bovenvermelde auteurs stelden tussen de eerste twee genera en Rhynchospora spruit dus enkel voort uit een zeer verwarde terminologie of zelfs een foutieve visie op deze -inderdaad moeilijk korrekt terug te vinden-homologierelaties.

Een werkelijk bijzonder kenmerk bij deze soort is het voorkomen van vegetatieve scheuten aan de basis van enkele aartjes, in de oksel van de laagste "glumae" (beter kunnen we spreken van hoogste bracteeae), waar ook het soortsepitheton op wil wijzen.



De structuur van de zijassen zoals beschreven door EITEN (1976b: 176-177, fig. 157), is inderdaad sympodiaal, maar dat is m.i. een sterk overdreven voorstelling van de realiteit: de sympodiale as wordt als een rechte lijn getekend, en dat is op het herbariummateriaal zeker niet zo uitgesproken. Daarenboven is dit fenomeen niet uitzonderlijk bij de Cyperaceae, en is bekend van diverse soorten uit Rhynchospora en andere rhynchosporoïde genera. Ook SUESSENGUTH (1943: 118) zelf heeft gewezen op de gelijkende habitus van Rhynchospora tenella Böck.

Besluitend zien we dat deze soort in geen enkel opzicht sterk afwijkt van Rhynchospora, maar er integendeel wel duidelijke gelijkenissen mee vertoont, qua habitus, vertakkingspatroon, aartjesbouw, en bloemstructuur. Hier wordt Micropapyrus dan ook in Rhynchospora opgenomen.

## 2. Algemene gegevens

### A. Bloemgestel: (FIG. 8.11.1-8.11.3)(\*A)

- Uitwendig morfologisch zijn de Rhynchospora-bloemgestellen zeer uiteenlopend gevormd, en vaak worden genera onderscheiden op grond van deze habituele verschillen. Misschien zijn sommige van deze taxa een sectio-niveau waard, maar dat kan slechts worden uitgemaakt in het kader van een mondiale Rhynchospora-revisie, waarbij op basis van gekorreleerde kenmerken (en dus niet op grond van het bloemgestel alleen) eventueel tot een meer gefundeerde verdeling kan worden overgegaan.
- De hoofdas vertakt volgens een open of dicht NVP, de bracteae kunnen zowel met als zonder gesloten bladschede voorkomen. De zijassen vertakken volgens een open of dicht NVP, of een gemengd PVP-NVP.
- De aartjes zijn opgebouwd uit een wisselend aantal distich tot spirodistich, tristich of spirotristich geplaatste glumae (in eenzelfde bloemgestel kan deze stand verschillen tussen de laterale en de terminale aartjes, nl. resp. distich en spirotristich); de lagere glumae zijn vaak leeg, de middelste axilleren elk een 2sl bloemetje, de hogere soms eveneens elk een 2sl bloemetje, maar meer frekwent een (funktioneel) m bloemetje; soms is het aantal bloemetjes beperkt tot 1, maar steeds wordt elk bloemetje min of meer omhuld door de

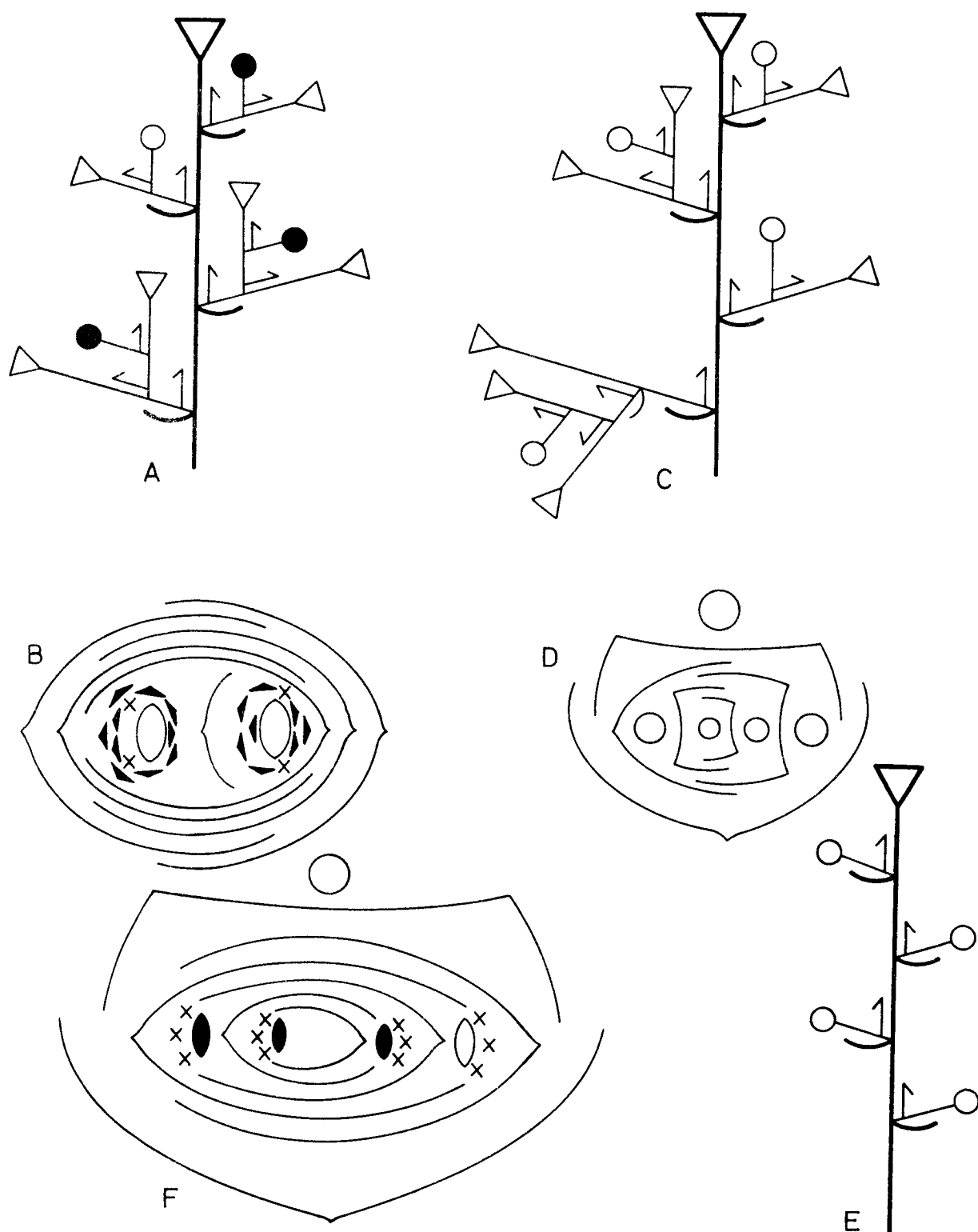


FIG. 8.11.1

*Rhynchospora alba* (L.) Vahl -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: terminaal aartje, bovenzicht. (A-B: Violleau 2891, GENT).

*R. brevirostris* Griseb. -C: deelbloemgestel, zijzicht. -D: id., bovenzicht. (C-D: de Wilde 4997, WAG).

*R. pubera* (Vahl) Böck. -E: bloemgestel, zijzicht. -F: lateraal aartje, bovenzicht. (E-F: Groenendijk 52, WAG).

hogere gluma; de glumae zijn meestal afvallend; de hogere internodia zijn bij rijpheid een weinig gestrekt.

- Een 2sl bloemetje bestaat uit 0-3-6 (zelden meer) glumellae, al of niet goed ontwikkeld, verder (1-)2-3(-6-12) meeldraden, en een dimeer gynoecium met een verdikte, blijvende stijlbasis, en een soms onverdeelde stijl of een stijl met 2 lange stijltakken.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (DIDRICHSEN 1897: 3; VERBELEN 1969: 33-44, fig. 30-52 & 1970: 158-160, fig. 2-4) (FIG. 8.11.1-8.11.3)

- Door hun ligging in een dimeer en dorsiventraal afgeplat vruchtje, bezitten de zaden eveneens een afgeplat embryo; het klassieke dimorfisme is echter (nog) niet vastgesteld, alle bestudeerde embryo's vertonen een smal sagittaal vlak en een breder tot zeer breed frontaal vlak: een merkwaardig fenomeen!
- Sagittaal: - de omtrek is smal rhombisch over smal ellipsvormig tot obpyriform;
  - b1 is goed tot zeer goed ontwikkeld, b2 niet of zwak tot matig, lateraal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, ingezonken, basaal tot schuin basaal.
- Frontaal: - de omtrek is min of meer tolvormig, met vaak (sterk) verbreed kotyl, waarop een papilvormige top;
  - ks is spleetvormig tot smal ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, goed tot zeer goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 574, Taf. 18, fig. 4, sub Dichromena, Psilocarya).
- KAPHAHN (1905: 261-265).
- HOLM (1897d, sub Dichromena & 1927: 41, fig. 1).
- PFEIFFER (1927a: 129-130, fig. 139-140 & 128-129, sub Dichromena).

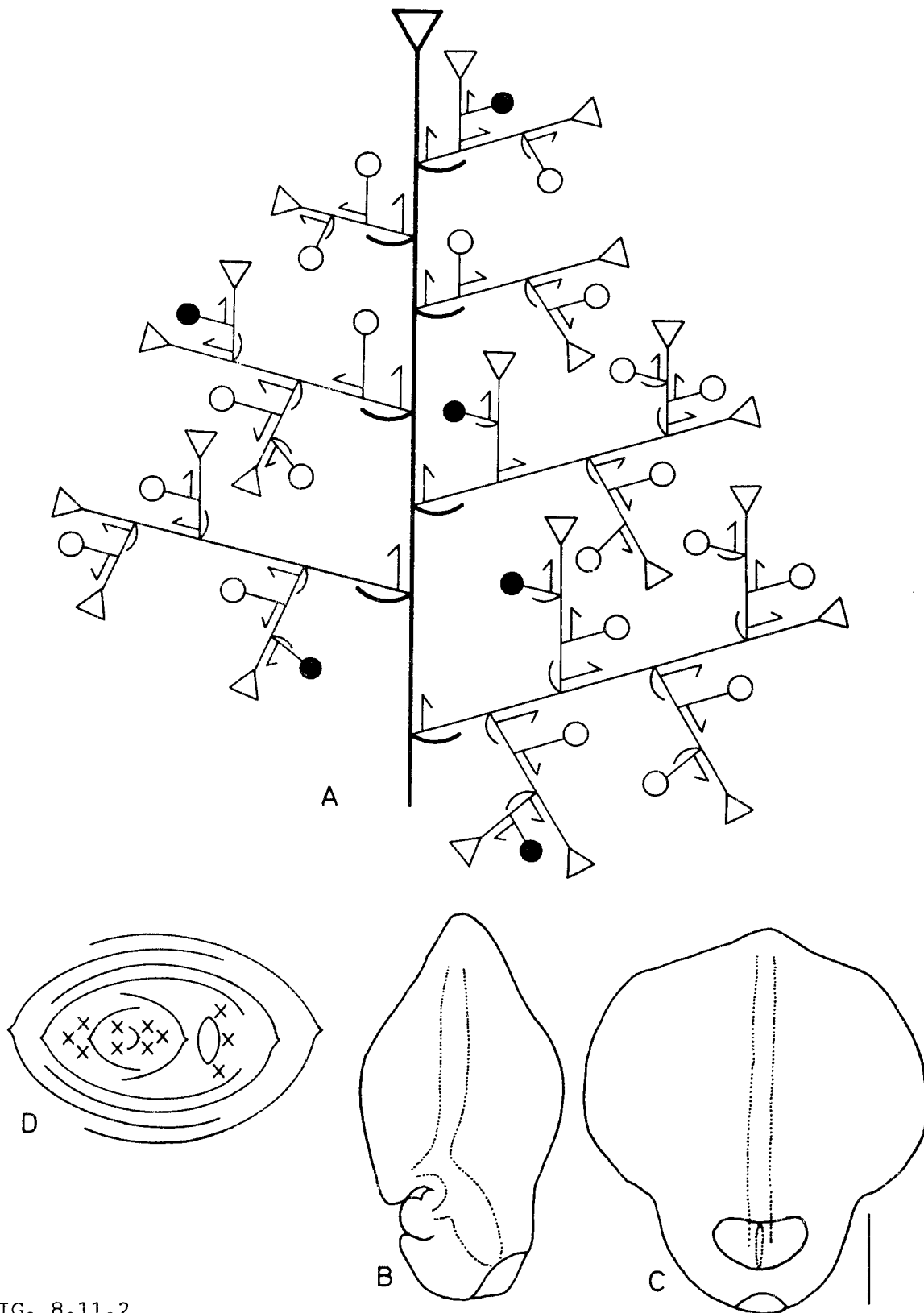


FIG. 8.11.2

*Rhynchospora chapmanii* M.A. Curtis -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: embryo, sagittaal. -C: embryo, frontaal. (A-C: Leonard & Hackney 2806, BR).  
*R. corymbosa* (L.) Britt. -D: terminaal aartje, bovenzicht. (D: Gérard 2620, GENT).

- CHERMEZON (1937: 215).
- METCALFE (1971: 223-227, fig. 31, sub Dichromena & 422-436, fig. 59).
- GOVINDARAJALU (1975b: 583, 596-608, pl. 5-7).
- TAKEDA et al. (1980: 57, fig. 1-5).

Besluit: eucyperoïde anatomie (zie echter Aanvullingen!).

#### D. Bestudeerd materiaal:

- Rh. alba (L.) Vahl: Violleau 2891, Frankrijk (GENT)
- Rh. aristata Böck.: Bourgeau 3191, Mexico (L)  
Herzog 1684, Bolivië (L)
- Rh. brevirostris Griseb.:  
J. de Wilde 4997, Kameroen (WAG)  
E.A. Robinson 2850, Zambia (BR)  
E.A. Robinson 4679, ibid. (BR)
- Rh. candida (Nees) Böck.:  
C. Evrard 6523, Zaïre (BR)
- Rh. chapmanii M.A. Curtis:  
S.W. Leonard & J. Hackney 2806, USA (BR)
- Rh. corymbosa (L.) Britt.:  
P. Gérard 2620, Zaïre (GENT)  
T.M. Pedersen 1347, Argentinië (C)
- Rh. fusca (L.) Ait. f.: Schultz 629, Zweden (GENT)
- Rh. heterochaeta S.T. Blake:  
Bloembergen 3754, Soenda eil. (L)
- Rh. hookeri Böck.: C. van Steenis 7473, Java (L)
- Rh. plumosa Ell.: A.E. Radford 44132, USA (BR)
- Rh. pubera (Vahl) Böck.:  
Groenendijk 52, Suriname (WAG)
- Rh. rariflora (Michx.) Ell.:  
A.E. Radford 39936, USA (BR)
- Rh. robusta Böck.:  
H.S. Irwin et al. 33142, Brazilië (BR)

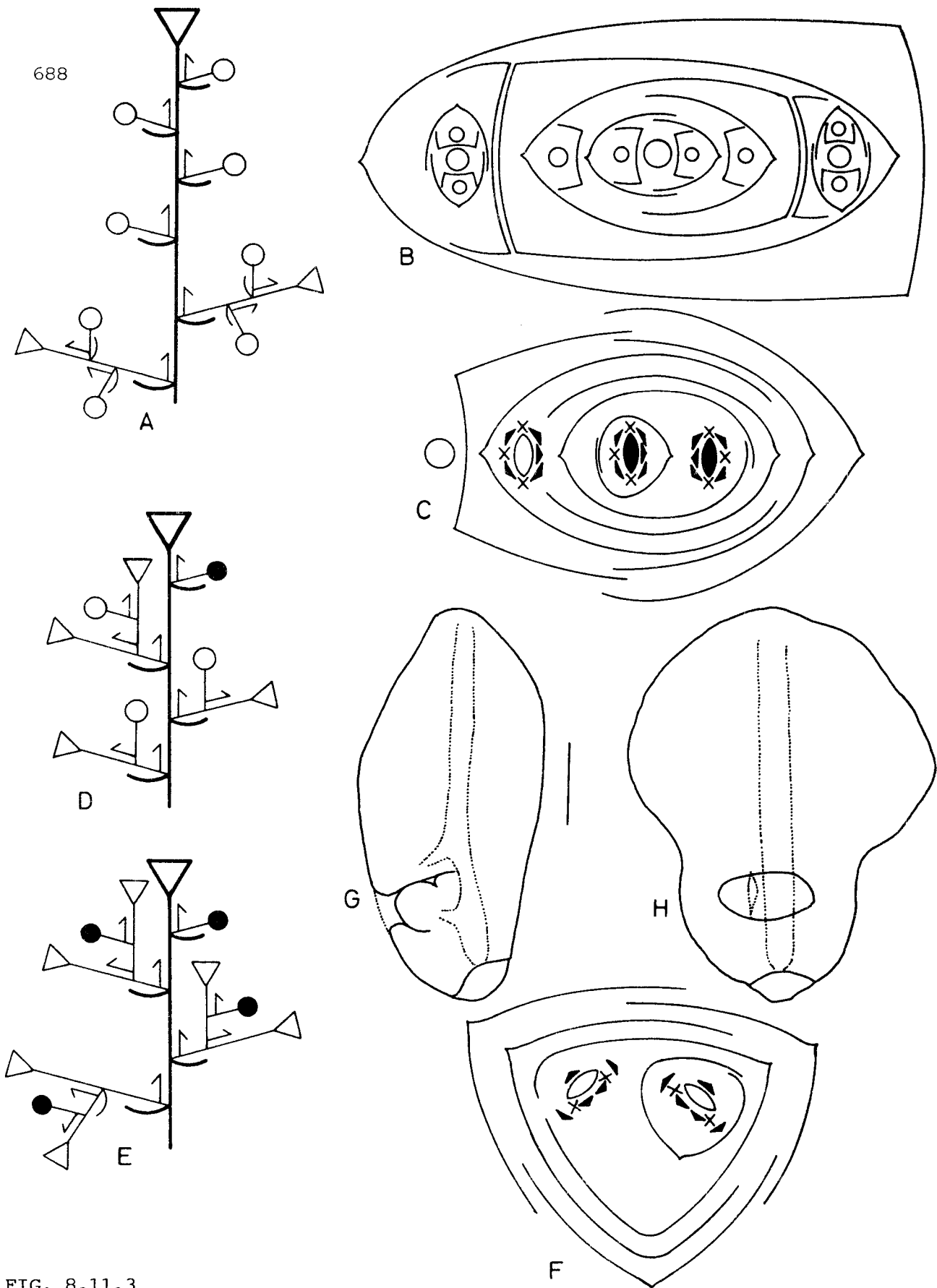


FIG. 8.11.3

*Rhynchospora fusca* (L.) Ait.f. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: id., boven-  
 zicht. -C: lateraal aartje, bovenzicht. (A-C: Schulz, Herb. Norm. 629, GENT).  
*R. rariflora* (Michx.) Ell. -D-E: bloemgestellen, zijzicht. -F: terminaal aar-  
 tje, bovenzicht. -G: embryo, sagittaal. -H: embryo, frontaal. (D-H: Radford  
 39936, BR).

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Vooreerst moet ik een korte nota wijden aan een morfologische afwijking die bij enkele Rhynchospora-specimens is vastgesteld, nl. in schijnbaar enkelvoudige aartjes, met gewoon uitzicht qua glumabouw en -ligging, axillieren deze glumae abnormaal ontwikkelde bloemetjes, opgebouwd uit enkele gluma-achtige kafjes die ongewone seksuele structuren omhullen. Dit heb ik zelf vastgesteld op exemplaren van diverse soorten, en ook is dit verschijnsel me bekend uit FERNALD (1918), waar deze auteur in een bepaald specimen een hybride (x Cyperus weatherbianus Fernald) meende te herkennen van de enige twee in de nabijheid groeiende Cyperaceae, nl. Cyperus dentatus Torr. en Rhynchospora capitellata (Michx.) Vahl. Volgens RAYMOND (1962a) liggen de affiniteiten echter niet met Cyperus, maar met Dulichium arundinaceum (L.) Britton. Wat later kreeg dit ene specimen zelfs een -invaliede- naam, x Raymondiella (BOIVIN 1973: 278). Noch de Cyperus-, noch de Dulichium-affiniteiten echter lijken mij evident, en hier wordt het specimen in kwestie beschouwd als een wat abnormaal ontwikkelde groeivorm van R. capitellata (Michx.) Vahl, waarmee het habitus, bloemgestelbouw en vruchtvorm gemeenschappelijk heeft.
- Het voorkomen van glumellae is gedeeltelijk gekorreleerd met het al of niet vergroeid zijn van de stijltakken, zoals blijkt uit KÜKENTHAL (1949: 375): soorten met een niet verdeelde stijl bezitten (bijna) altijd glumellae, van de soorten met vertakte stijl alleen die uit de sectio Rhynchospora.
- De glumellae zijn vaak basaal min of meer vergroeid met elkaar of met de basis van het vruchtje tot een androgynofoor, en dan nog vaak niet alle tot op dezelfde hoogte. Dit laatste heeft trouwens EITEN (1976b: 121-127, 174-181) geïnspireerd bij haar interpretatie van de Micropapyrus- en Syntrinema-bloemetjes (zie Taxonomie).
- BALLARD (1934: 2-3) beschrijft de meeldraden uit de m bloemetjes van diverse Rhynchospora-soorten als samen-klevend, terwijl EITEN (1976b: 121) ze als vergroeid beschouwt. Meer en beter materiaal van deze soorten is duidelijk gewenst en zal een antwoord geven op veel vragen.

## B. Embryo:

- VERBELEN (1970: 160) beschrijft het voorkomen van speerpuntvormige embryo's (d.w.z. met sterk verbreed kotyl waarop een papilvormige top) bij twee secties van het subgenus Haplostylis, maar spreekt zich niet uit over een mogelijke verklaring, of het al dan niet om konvergentie zou gaan. Voor zover Rhynchospora in dit opzicht is bestudeerd, ziet het er naar uit dat tussen de embryo's van de diverse infragenerische taxa slechts geringe verschillen kunnen worden genoteerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- In de hoger vermelde anatomische studies wordt steeds een eucyperoïde anatomie beschreven, d.w.z. met vaatbundels waarrond twee concentrische scheden, de inwendige sklerenchymatisch, de uitwendige parenchymatisch, en zonder of met slechts licht radiaal chlorenchym. TAKEDA et al. (1980) hebben echter bij R. rubra (Lour.) Mak. en enkele andere soorten bepaalde biochemische, fysiologische en anatomische kenmerken waargenomen die erop wijzen dat deze planten tot de C4-groep moeten worden gerekend, dit niettegenstaande ze anatomisch tot het eucyperoïde type, dus de C3-groep lijken te behoren. Een meer uitvoerige bespreking wordt gegeven in de algemene uiteenzetting over anatomische kenmerken, waaruit blijkt dat het eigenlijk om een derde type van chlorocyperoïde anatomie gaat, hier voorgesteld als chlororhynchosporoïde type. Reeds voordien hadden bepaalde anatonmen gewezen op het (weliswaar zeldzame) voorkomen van radiaal chlorenchym rond de vaatbundels, bij Rh. inexpectansa Vahl (PFEIFFER 1927a: 129), bij Rh. candida (Nees) Böck. lichtjes (METCALFE 1971: 424, 426). Een vollediger survey van het gehele genus lijkt inderdaad aangewezen.



#### 4. Bespreking

De typische kenmerken van de rhynchosporoïde groep laten zich ook hier mooi observeren bij bepaalde soorten, andere echter verschillen enigszins tot reeds vrij sterk van het 'type' met zijn gering aantal fertiele bloemetjes en de omhulling van de bloemetjes door de hogere gluma. Niettemin kunnen ook deze afwijkende soorten zonder problemen in Rhynchospora worden opgenomen, door de aanwezigheid van morfologische overgangsrreeksen tussen de 'konventionele' en de 'extremistische' soorten.

Deze situatie met de talrijke afgesplitste genera kunnen we vergelijken met wat zich bij Carex heeft afgespeeld: uit een groot genus, gekarakteriseerd door een zeer duidelijk en opvallend kenmerk, heeft men gepoogd makromorfologisch te onderscheiden groepjes af te splitsen, zich vaak baserend op tweede- of derde rangskenmerken, waarvan het eenmalig ontstaan verre van vast staat. Waardoor dus ofwel polyfyletische taxa kunnen worden gekreëerd, ofwel worden op grond van foutief geïnterpreteerde of in belangrijkheid overschatte waarnemingen kleine tot meestal monotypische genera beschreven.

Deze vaststellingen duiden -voor zover dit nog moest worden aangetoond- nogmaals op de gevaren van een eenzijdige morpho-systematische afhandeling van revisies. Slechts een holosystematische en ev. cladistische benadering, waarbij gebruik wordt gemaakt van gekorreleerde kenmerken (vb. omhulling bloemetjes - stijl - stijlbasis - embryo) leveren een korrekt beeld van de situatie. Vanzelfsprekend wordt hierbij nog ruimte gelaten voor een individuele appreciatie van het taxonomisch niveau waarop de bekomen entiteiten worden erkend.

Konkreet gezien, lijkt het me aangewezen, omdat geen van beide afsplitsingsprodukten eenvoudig te herkennen valt van Rhynchospora s.s., om een Rhynchospora s.l. te behouden, d.w.z. inclusief Dichromena en Psilocarya, tenminste voorlopig, tot een meer holosystematische wereldrevisie van Rhynchospora en zijn verwanten met aanduiding en afgrenzing van monofyletische (en ev. parafyletische) elementen is doorgevoerd. Pas dan kan m.i. terecht worden beslist of bvb. Dichromena en Psilocarya als genera 1) kunnen en 2) moeten worden erkend.

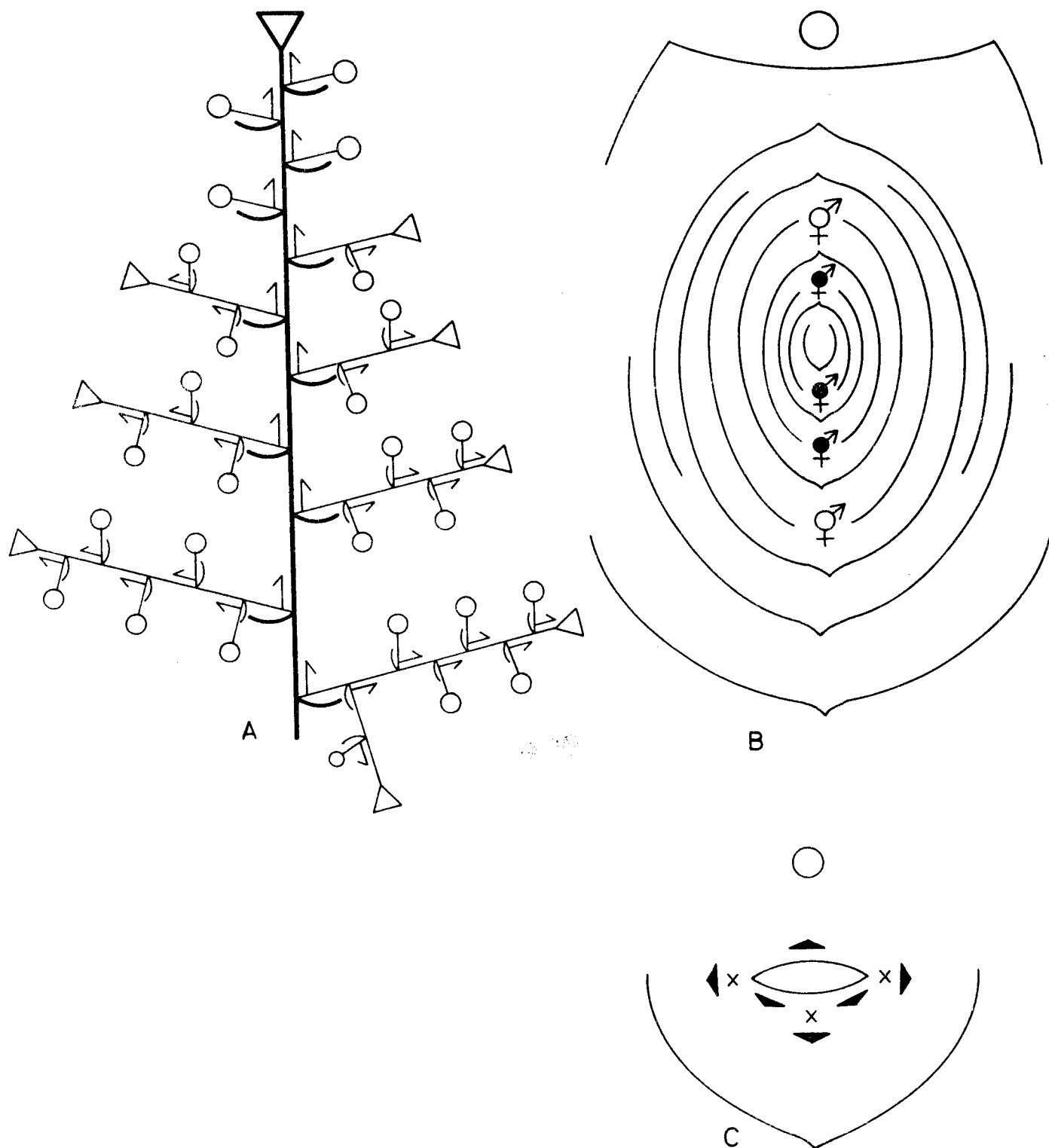


FIG. 8.11.4

*Pleurostachys millegrana* Steud. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, bovenzicht. -C: bloemetje, bovenzicht. (A-C: Glaziou s.n., K).

## 11.2. Pleurostachys Brongn.

---

### 1. Taxonomie

Type: Bij de beschrijving van dit genus werden meteen vijf soorten als nieuw voorgesteld, nl. P. gaudichaudii, P. graminifolia, P. orbigniana, P. tenuiflora, P. urvillei (zie BRONGNIART 1833: 424). Materiaal van al deze taxa was niet ter beschikking, een recente revisie ontbreekt. Daarom is hier geen poging gewaagd om een lectotype aan te duiden.

De ongeveer 30 soorten van dit exclusief Zuidamerikaanse genus zijn typisch subtropische woudbewoners; ze worden meestal vrij makkelijk habitueel herkend, vooreerst door de opvallend grote en soms brede, bladachtige primaire bractee, die speer- of tuilvormige deelbloemgestellen axilleren, verder door de zeer kleine aartjes die gevormd worden door eerder korte, brede glumae, en tenslotte (zelfs vooral) door de glumellae die meestal alopecuroid (vossestaartvormig) zijn.

De vruchtjes lijken op die van Rhynchospora, ze zijn meestal dik lensvormig, met een breed aflopende, blijvende stijlbasis, die in jonge toestand een stijl met twee stijltakken draagt. De verwantschap met Rhynchospora is hierdoor vrij vroeg erkend, en zelfs is een vereniging van beide genera doorgevoerd (BENTHAM 1883: 1060; PAX 1888: 116-117; BAILLON 1894: 375; KOYAMA 1961: 77). Maar PFEIFFER (1935a: 96-97) en KÜKEN-THAL (1952: 454-455) bespreken kort de verschillen tussen beide genera en bij de evaluatie houden ze beide genera gescheiden, zoals trouwens ook de meeste auteurs vroeger en nu doen.

NEES (1834a: 299) ligt aan de basis van een langdurige verwarring met Nomochloa P. Beauv. ex Lestib. Zijn foutieve interpretatie van deze laatste naam werd door enkele auteurs zonder meer overgenomen (FENZL 1836: 113; PFEIFFER 1935a: 97; KÜKEN-THAL 1952: 362), ondanks het feit dat reeds BENTHAM (1881a: 362) dit probleem zeer helder had uiteengezet. NEES (l.c.) stelde nl. Nomochloa verkeerdelijk als een nauwe verwant van Pleurostachys, ervan verschillend doordat de "stijlbasis" in het eerste genus eigenlijk het apikale deel van het vruchtje zou zijn. FENZL (1836: 113) zette de volgende stap en verenigde beide taxa, weliswaar infragenerisch onderscheiden, als Nomochloa. NEES (1842: 148-149) tenslotte heeft ze ook als Nomochloa verenigd, maar zonder enig verder onderscheid, door zijn gewijzigde opvatting over het vermeende verschil inzake de stijlbasis.

Een aantal andere auteurs hebben met de naam Nomochloa geen rekening gehouden (wat trouwens met nog meer namen van BEAUVOIS en LESTIBOUDOIS is gebeurd) en zij gebruiken dan ook gewoon de naam Pleurostachys zonder meer, voor een genus verwant met doch onderscheiden van Rhynchospora (KUNTH 1837: 284-287; MEISNER 1843: 412; STEUDEL 1855: 138-139; CLARKE 1908a: 121; PALLA 1908a: 184; HOOPER 1973: 865). Uit BENTHAM (1881a: 362) blijkt echter dat Nomochloa zonder enige twijfel met het huidige genus Blysmus (nom. cons. tegenover Nomochloa!) overeenkomt, zodat alle discussie i.v.m. Pleurostachys zinloos is geworden.

Een historische schets van de infragenerische systematiek wordt vrij uitvoerig gegeven door KÜKENTHAL (1952: 455-456), en wordt hier niet herhaald. Uit een vergelijking van de diverse voorgestelde systemen komt de bebladering van de stengel als belangrijkste kenmerk naar voor, en ook andere vegetatieve kenmerken lijken een belangrijke rol te spelen (KÜKENTHAL 1952: 456).

## 2. Algemene gegevens

### A. Bloemgestel: (FIG. 8.11.4)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de primaire bracteae hebben een lange gesloten bladschede, profyllen zijn goed ontwikkeld.
- De zijassen vertakken volgens een verdicht NVP, maar deze deelbloemgestellen zijn vaak speervormig door de sterke ontwikkeling van het laagste internodium van hun lagere zijassen; de bracteae hebben geen gesloten bladschede, de profyllen zijn goed ontwikkeld en vertonen vaak een basaal zwellichaam.
- Een aartje is opgebouwd uit een wisselend aantal spirodistich (soms spirotristich?) geplaatste glumae; de onderste 1-4 zijn leeg, dan volgen enkele (3-7) die een bloemetje axilleren (de onderste funktioneel 2sl, de bovenste funktioneel m), en tenslotte nog enkele lege glumae; de rachilla-internodia zijn kort; voor de bloei worden de bloemetjes door de hogere gluma omhuld.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 0(-3)+3 glumellae, 3+0 meeldraden en een dimeer gynoecium, met een brede, verdikte en blijvende stijlbasis; de glumellae zijn naar boven toe dicht geveerd of bezet met stekeltjes.

Besluit: Rhynchospora-type, geëtageerde pluim van corymbi of anthelae.

B. Embryo: geen vruchtjes met goed ontwikkelde zaden beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 130-131).
- METCALFE (1971: 406-408, fig. 56).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- P. beyrichii Steud.: Riedel s.n., 1835, Brazilië (K)
- P. gaudichaudii Brongn.:
  - P. Dusén 8340, Brazilië (K)
  - Lindeman & de Haas 5116, Brazilië (U)
- P. millegrana Steud.: Glaziou s.n., 1878, Brazilië (K)
- P. peruviana C.B. Clarke: Lechler 2425, Peru (K)
- P. puberula Bock.: Broadway 5652, Trinidad (K)
- P. urvillei Brongn.:
  - Lindeman & de Haas 3838, Brazilië (U)

### 3. Aanvullende gegevens

A. Bloemgestel:

- Soorten uit de sectio Scaposae Kük. konden bij gebrek aan materiaal niet worden bestudeerd, maar voortgaand op de beschrijving in KÜKENTHAL (1952: 457-458) lijken ze niet kwalitatief te verschillen van andere Pleurostachys-soorten, maar eerder kwantitatief, door geringere ontwikkeling van de stengelinternodia, van de laminae der bracteae, en van de bloemgesteltakken. In de monografische bewerking door PFEIFFER (1925d: 226) wordt P. scaposa trouwens niet in een eigen sectio geplaatst.

B. Embryo: —

C. Vegetatieve anatomie: —

#### 4. Bespreking

Eigenlijk is het belangrijkste over dit genus al neergeschreven in het punt Taxonomie: een vrij homogene groep soorten, met enkele opvallende kenmerken waarin ze duidelijk van het genus Rhynchospora afwijken: 1) bloemetje met 3+3 glumellae, die in de bovenste helft dicht veervormig verdeeld zijn, 2) opvallend kleine, eironde aartjes, 3) glumae ovaal, met ronde rug, 4) een geëtagereerd pluimvormig bloemgestel met zeer grote, bladachtige bracteae. Het glumella-kenmerk is een duidelijke synapomorfie, waardoor het verantwoord lijkt om dit taxon met zijn opvallende, woudbewonende soorten uit Zuid-Amerika niet te verdrinken in de Rhynchospora-poel. Anderzijds staat de nauwe verwantschap met dit genus boven alle twijfel, door de aanwezigheid van de zeer karakteristieke stijlbasis op het dime-re vruchtje. Jammer genoeg ontbreken de embryografische gegevens, die in zo'n gevallen soms de doorslag kunnen geven, want in nauw verwante genera kunnen (licht) verschillende varianten optreden die als bijkomend argument voor de scheiding kunnen worden gebruikt (bvb. Eleocharis-Websteria, Fimbristylis-Tylocarya, Carpha-Trianoptiles).

Opvallend in dit genus is de blijkbare homogeniteit van de generatieve delen, vermits de indeling quasi exclusief op basis van het vegetatieapparaat gebeurt, wat nog maar eens aan-toont dat ook binnen een groep nauw verwante genera het evolutieve uiteenwaaieren langs zeer verschillende paden kan verlopen.

Besluitend kunnen we stellen dat Pleurostachys een plaats als genus waard is, gezien onze taxonomische principes om kleinere, homogene groepjes als genera uit grote en relatief inhomogene genera te halen (om de aandacht te trekken), in plaats van ze een infragenerische rang toe te kennen binnen het beschouwde grote genus (waardoor veel informatie verborgen of onopgemerkt blijft).

## 12. Schoeneae Dum.

## 1. Overzicht der genera

1. Schoenus L.: (100) vooral SE.Az. en Austr. (60), 1 subkosmopoliet.
2. Gymnoschoenus Nees: (2) Austr.
3. Mesomelaena Nees: (5) SW. Austr.
4. Ptilanthelium Steud.: (1) E. Austr.
5. Cyathochaeta Nees: (4) Austr.
6. Oreobolus R.Br.: (10) C-Am., Z-Am., Hawaii, Tahiti, SE.Austr., Nieuw-Zeeland, Malesia.
7. Carpha R.Br.: (13) Z-Afr., NE.Zaire, S.Uganda, Madag., Mascarenen, Nieuw-Guinea, E.Austr., Nieuw-Zeeland, Chili, Japan?
8. Trianoptiles Fenzl: (3) Z-Afr. (Kaap).
9. Tetraria P. Beauv.: (50) Z-Afr. (Kaap), C. en SE.Afr. gebergten (2), SW.Austr. (5), Borneo (1)?
- 9b. Tetrariopsis C.B. Clarke: (1) SW.Austr.
10. Cyathocoma Nees: (3) Z-Afr. (Kaap, Natal).
11. Neesenbeckia Levyns: (1) Z-Afr. (Kaap).
12. Epischoenus C.B. Clarke: (10) Z-Afr. (Kaap).
13. Costularia C.B. Clarke: (20) Z-Afr. (2), Madag., Seych., Malesia (1), Nieuw-Caledonië (12).
14. Gahnia Forst.: (30) SE.Az., Malesia, Austr., Nieuw-Zeeland, Pacif. eil.
15. Morelotia Gaud.: (2) Hawaii (1), Nieuw-Zeeland (1).
16. Reedia F. v. Muell.: (1): SW.Austr.
17. Evandra R.Br.: (2) SW.Austr.
18. Caustis R.Br.: (10) Austr.
19. Cladium P. Browne: (4) subkosmopoliet.
20. Rhynchocladium Koy.: (1) S.Venezuela.
21. Machaerina Vahl: (20) Madag., Mascarenen, SE.Az., Malesia, Austr., Nieuw-Zeeland, Pacif. eil., W.Ind., trop. Z-Am.
22. Baumea Gaud.: (30) Madag., Mascarenen, SE.Az., Malesia, Austr., Nieuw-Zeeland, Nieuw-Caledonië, Pacif. eil.
23. Lepidosperma Labill.: (50) Indochina en Malesia (1), Nieuw-Caledonië (3), Nieuw-Zeeland (3), Austr. (40+).
24. Tricostularia Nees: (6) Sri Lanka, SE.Az. en Malesia (1), Austr. (4), Nieuw-Caledonië (1).

## 2. Sleutel tot de genera

- 1A. Een of meer van de aartjesinternodia (bij rijpheid!) opvallend verlengd en vaak verdikt ..... 2
- B. Alle internodia ongeveer even kort ..... 6
- 2A. Eenjarige plant met basikarpie; glumellae 3+3, de grootste 3 aan de basis geveerd en aan de top verdeeld in 3 naalden ..... Trianoptiles
- B. Niet zo ..... 3
- 3A. Tweeslachtig bloemetje boven de (funktioneel) mannelijke bloemetjes; glumellae 0; stijlbasis niet verdikt, afvallend; alleen bovenste rachilla-internodium verlengd; bloemgesteltakken zonder profyllen ..... Epischoenus
- B. Tweeslachtig bloemetje onder de mannelijke bloemetjes; glumellae 0-6 ..... 4
- 4A. Bladeren met een ligula; alleen bovenste rachilla-internodium verlengd; glumellae 3, aan de basis geveerd; vruchtje langwerpig met een lange, slanke stijlbasis ..... Ptilanthelium
- B. Bladeren zonder ligula; vruchtje veel korter, met of zonder (korte) stijlbasis ..... 5
- 5A. Glumellae 0; filamenten blijven vast aan de voet van het vruchtje; stijlbasis konisch verdikt, blijvend; alleen bovenste rachilla-internodium verlengd ..... Morelotia
- B. Glumellae 0-6; filamenten afvallend; stijlbasis niet verdikt, afvallend of zeer klein; vaak meerdere internodia verlengd ..... Schoenus p.p. (subgenus Schoenus)
- 6A. Bloemgestel een zeer dicht hoofdje ..... 7
- B. Bloemgestel anders, met zichtbare hoofdasinternodia .. 9
- 7A. Bladeren zonder ligula; glumellae 6 of meer, opvallend gecilieerd; involucrale bracteae 3-8, lang en slank, ..... Schoenus p.p. (subgenus Pseudomesomelaena)
- B. Bladeren met ligula; glumellae 3, weinig ruw; involucrale bracteae kort of lang ..... 8



- 8A. Ligula gecilieerd; alle involucrale bracteae korter dan het hoofdje; stijlbasis kaal, blijvend; vruchtje niet gesteeld ..... Gymnoschoenus
- B. Ligula vliezig, niet gecilieerd; 1-meer involucrale bracteae langer dan het hoofdje; stijlbasis kort behaard, afvallend; vruchtje gesteeld ..... Mesomelaena
- 9A. Deelbloemgestellen duidelijk corymbiform, met talrijke aartjes ..... 10
- B. Deelbloemgestellen niet corymbiform ..... 11
- 10A. Glumae spiralig geplaatst; glumellae 0; vruchtje dik, met een basale discoïde structuur en een korte, gedifferentieerde stijlbasis ..... Cladium
- B. Glumae distich; glumellae 4(-6?); vrucht langwerpig met een slanke steel en een lange, slanke, niet gedifferentieerde stijlbasis ..... Rhynchocladium
- 11A. Bladeren distich, met zwaardvormige tot rolronde (nooit dorsiventraal vlakke) lamina; stengel meestal wat afgeplat tot kantig of zelfs zwaardvormig, zelden rolrond ..  
..... 12
- B. Niet zo ..... 14
- 12A. Bladeren met een kleine membraneuze ligula; glumae spiralig geplaatst; bovenste bloemetje fertiel; glumellae 6, bij rijpheid sterk verdikt ..... Lepidosperma
- B. Bladeren zonder ligula; glumae distich; lagere bloemetje(s) fertiel; glumellae 0-6, niet of weinig verdikt bij rijpheid ..... 13
- 13A. Vruchtje gesteeld, gevleugeld en met een 3-kantige, min of meer aflopende stijlbasis ..... Machaerina
- B. Vruchtje niet gesteeld, niet gevleugeld; stijlbasis afgerond, niet aflopend ..... Baumea
- 14A. Bladeren met een ligula; aartjes groot en slank; bloemetje met 5 glumellae, 2 meeldraden en een dimeer, dwars gekromd vruchtje ..... Cyathochaeta
- B. Niet zo ..... 15

- 15A. Binnenzijde van de glumae dicht aangedrukt behaard, vooral bij de top; top naaldvormig uitlopend en bij rijpheid wat omgebogen ..... 16
- B. Niet zo ..... 17
- 16A. Bladeren met een goed ontwikkelde lamina; stengel weinig of niet vertakt, met rechte leden; meeldraden meer dan 10, stijltakken 8 ..... Evandra
- B. Bladeren zonder goed ontwikkelde lamina; stengel sterk vertakt met talrijke sterk gekromde leden; meeldraden 3-6, stijltakken 3 ..... Caustis
- 17A. Bloemgestel groot kolfachtig, dicht bezet met aartjes en omgeven door verschillende grote, omgebogen involucre bracteae ..... Reedia
- B. Niet zo ..... 18
- 18A. Bloemgestel herleid tot 1-enkele aartjes; aartjes met enkele distiche glumae en 1 pseudoterminal bloemetje; bloemetje met 6 min of meer uitgroeïende glumellae, die op de rachilla blijven vastzitten; bladeren vaak distich; kussenvormende planten ..... Oreobolus
- B. Niet zo ..... 19
- 19A. Antherae opvallend zwavelig geelgroen; glumellae 6, geveerd tot ruw; aartje met distiche glumae, tweebloemig met het laagste bloemetje fertiel ..... Carpha
- B. Niet zo ..... 20
- 20A. Bloemgestel met profyllen; aartjes met distiche glumae, 1-2-3-bloemig met het bovenste bloemetje fertiel; glumellae 6, basaal vergroeïd, klein; meeldraden 3; stijltakken 3 ..... Tricostularia
- B. Niet zo ..... 21
- 21A. Bladeren met een ligula, lamina in sicco inrollend; bloemgestel zonder profyllen; aartjes met spiralig geplaatste glumae; glumellae 0, zelden (rudimentair) aanwezig; filamenten meestal blijvend en verlengd; stijlbasis klein en weinig verdikt; vruchtjes glad en glimmend, vaak opvallend gekleurd ..... Gahnia
- B. Niet zo ..... 22

- 22A. Stijltakken 6; glumellae 6, groter dan het vruchtje; bloemgestel met profyllen ..... Neesenbeckia
- B. Niet deze kenmerkenkombinatie ..... 23
- 23A. Aartje 2-bloemig, met meestal laagste bloemetje fertiel; glumellae 6, basaal vergroeid; meeldraden 6; bloemgestel zonder profyllen ..... Cyathocoma
- B. Niet zo ..... 24
- 24A. Glumellae meestal korter dan het vruchtje of ontbrekend; basis van de antherae geoord; stijlbasis meestal kaal; laagste glumae vaak onduidelijk distich; bloemgestel met of zonder profyllen ..... Tetraria
- B. Glumellae meestal groter dan het vruchtje; basis van de antherae niet geoord; stijlbasis meestal ruw behaard; alle glumae duidelijk distich; bloemgestel zonder profyllen ..... Costularia

### 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

Zoals reeds vroeger vermeld, gaat het hier duidelijk om een restgroep, die overbleef na de separatie van Arthrostylideae en Rhynchosporae uit de rhynchosporoïde groep. Als zodanig bezit ze eigenlijk geen of amper enige zwak differentiërende kenmerken t.o.v. deze andere tribus. Enkele van deze eigenschappen zijn:

- 1) de aanwezigheid van glumellae, t.o.v. de Arthrostylideae, maar ook bij verschillende Schoeneae zijn deze organen gereduceerd;
- 2) de aanwezigheid van PVP, t.o.v. de Arthrostylideae, maar alhoewel zelden ontbreekt dit patroon toch bij enige Schoeneae;
- 3) de trimerie van het gynoecium, t.o.v. de Rhynchosporae, hoewel twee- en viertallige gynoecia niet ontbreken in de Schoeneae;
- 4) de aanwezigheid van moniliform ingesnoerde chlorenchymcellen in de bladlamina is aangetoond bij een groot aantal genera van de Schoeneae, en is niet bekend van de twee andere tribus.

Door de netvormige relaties die we nu menen te zien, is het daarenboven erg moeilijk om in deze tribus deelgroepen te onderscheiden. Hoogstens kunnen we enkele "kerngenera" herkennen met de ev. erbij horende "satellietgenera", maar ook deze hoofdgenera zijn niet met duidelijke kenmerken van elkaar te scheiden, laat staan wanneer de vaak aberrante satellieten mee in rekening worden gebracht. Daarnaast blijven enige thuisloze genera over, die met diverse andere groepjes affiniteiten vertonen, maar zonder dat een of ander opvallend of zeldzaam karakter in een bepaalde richting wijst; voorlopig zijn dergelijke gevallen bij een van hun mogelijke verwanten aangesloten, zonder dat ik hiervoor overtuigende argumenten kan aangeven.

Bij de vereenvoudiging van de netvormige naar een lineaire voorstelling van de verwantschappen verdwijnt natuurlijk heel wat informatie over de in werkelijkheid veeldimensionele relaties. Daarom volgt nu een samenvatting van de hier geboden inzichten i.v.m. deze materie bij de individuele generische behandelingen. Drie kerngenera heb ik gemeend te kunnen aanduiden, Schoenus, Tetraria en Gahnia.

De "typische" Schoeni (= modale!) bezitten een open, pluimvormig bloemgestel met profyllen, aartjes met distiche glumae, (1-)2-4 bloemetjes per aartje met de lagere bloemetjes fertiel, de aartjesas met verlengde internodia tussen de bloemetjes, de bloemetjes zijn meestal trimeer, en ook de glumellae zijn vaak aanwezig. Binnen Schoenus zelf zijn er al heel wat soorten die van dit patroon afwijken, en wanneer de vermoedelijke verwanten hierbij worden geplaatst, is een differentiatie t.o.v. de andere Schoeneae zo goed als onmogelijk geworden. Als mogelijke verwanten kunnen we de volgende genera vermelden. Mesomelaena en haar nauwe verwant Gymnoschoenus zijn via het subgenus Pseudomesomelaena met Schoenus s.s. verbonden. Ptilanthium is wat moeilijker te plaatsen, bij gebrek aan opvallende kenmerken, maar een affiniteit met Schoenus is niet onmogelijk. Cyathochaeta is een door haar gynoecium zeer origineel genus, waarvan de relatie met Schoenus onzeker is. Oreobolus is te beschouwen als een bijzonder gespecialiseerd (hoog)gebergtegenus, met bepaalde affiniteiten naar Schoenus, die evenwel ook door konvergentie kunnen zijn veroorzaakt. De voornamelijk Afrikaanse Carpha en haar gespecialiseerde zijtak Trianoptiles zijn niet eenvoudig te verbinden met een ander genus; Schoenus is onzeker verwant, gezien o.a. het afwijkend areaal. Deze groep kent nl. een uitgesproken concentratie aan genera en soorten en variabiliteit in Australië, waardoor voor Carpha misschien eerder affiniteiten met Tetraria moeten worden gesteld, hoewel ook die mij niet evident toeschijnen.

Tetraria vertoont een meestal eerder samengetrokken bloemgestel, vaak met (gedeeltelijk) verlies aan profyllen, aartjes met basaal onduidelijke distichie, een opvallende variabiliteit in bloembouw, met veelal gereduceerde tot verdwenen glumellae, meestal zijn de bovenste bloemetjes fertiel. Een aantal kleine

en vaak oorspronkelijk monotypische genera kunnen makkelijk hierbij worden aangesloten, zoals Tetrariopsis, Cyathocoma, Neesenbeckia, Epischoenus en Costularia, de enige met een groter aantal soorten. Dit komt doordat ze in veel aspecten sterk lijken op Tetraria, of anderzijds door het voorkomen van overgangsoorten. Deze genera vergroten evenwel de variabiliteit in die mate, dat ook deze groep zich niet meer a.h.v. eenvoudige kenmerken laat differentiëren van de andere Schoeneae. In tegenstelling tot de vorige groep, hebben we hier te maken met een aantal vrijwel exclusief (Zuid-)Afrikaanse taxa, waarvan slechts Costularia een noemenswaard aantal Oceanische soorten bezit. Interessant is ook het voorkomen van enige Tetraria-soorten in Australië!

Tenslotte komen we bij Gahnia, dat een verdicht paniculaat bloemgestel zonder profyllen bezit, aartjes met uitgesproken spiralige stand van de glumae, bloemetjes met vaak uitgroeiende meeldraden en gereduceerde tot verdwenen glumellae, meestal zijn de bovenste bloemetjes fertiel. Enige reeksen min of meer verwante genera (met onduidelijke onderlinge relaties) sluiten zich hierbij aan. Vooreerst Morelotia en Reedia, die een in principe gelijkend bloemgestel en aartjes- en bloemetjesbouw vertonen, waarbij enkele specialisaties gerealiseerd zijn, maar in feite geldt dit voor al deze satellietgenera. Evandra en Caustis vormen een tweede reeks(je) met merkwaardige overeenkomsten in glumabouw en -beharig. Cladium en Rhynchocladium, die ook onderling niet zo erg gelijkend zijn, stellen ons voor problemen, nauwe banden met andere Schoeneae vertonen ze niet; beide zijn erg aberrant, wat ze trouwens makkelijk herkenbaar maakt. Wegens hun klassieke -maar twijfelachtige- verbinding met Machaerina worden ze hier geplaatst, bij gebrek aan een beter voorstel. Machaerina en Baumea daarentegen zijn nauwe verwanten, en affiniteiten met Gahnia zijn niet te ontkennen, bvb. door de filamentenstrekking bij Machaerina. Tenslotte zijn daar nog Lepidosperma en Tricostularia, waarvan de eerste zich enigszins aansluit bij Baumea en ook wel bij Gahnia; de tweede vertoont bepaalde gelijkenissen met Lepidosperma, maar net zo goed met Schoenus, waardoor deze mogelijke verwantschapsreeks kringvormig wordt gesloten.



## 12.1. Schoenus L.

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: S. nigricans L. (HITCHCOCK & GREEN 1929: 118).

Van de 9 soorten die in de oorspronkelijke beschrijving waren opgenomen, blijven slechts 2 in Schoenus zoals dat nu wordt gezien, nl. S. nigricans L. en S. ferrugineus L. Beide soorten zijn eerder uitzonderlijk in het genus, door hun areaal (Holarctis, Afrika, SE.Azië) en gekondenseerde bloemgestelbouw, vermits de meeste soorten voorkomen in Australië en omgeving, en een open pluimvormig bloemgestel bezitten.

Lange tijd heeft Schoenus als een verzamelplaats gefungeerd voor soorten, die nu unaniem tot diverse andere genera worden gerekend, als Cladium, Rhynchospora, Carpha, Cyperus, Blysmus, Dulichium, Tetraria, Ficinia, Scleria, Tricostularia, Mesomelaena: een eerder heterogeen gezelschap. Anderzijds zijn ook een aantal echte Schoenus-soorten uit hun genus gelicht om genera als Chaetospora R.Br., Streblidia Link, Isoschoenus Nees, Gymnochaeta Steud., Cyclocampe Steud., Melanoschoenus Séguier, Lophocarpus Böck., Neolophocarpus E.G. Camus, Microschoenus C.B. Clarke te vormen. BENTHAM (1878: 352-376) heeft Schoenus vrij goed begrepen en het weer synthetiserend behandeld. Deze taxa zijn ook door KÜKENTHAL (1938a: 14) kort vermeld, met de differentiërende kenmerken of de typesoort; enkele "genera" blijken zelfs zwaar foutief beschreven, zoals Lophocarpus (o.c.: 8) en Microschoenus (o.c.: 5-6).

Recent wordt geen enkele van deze namen meer gebruikt op genusniveau, maar het loont misschien wel de moeite om hun eventuele bruikbaarheid op sectie-niveau te onderzoeken: voer voor monografen... Helaas zijn veel secties reeds van een onafhankelijk gekozen naam voorzien, zonder rekening te houden met de voorgeschiedenis van Schoenus en zijn verwanten, en onder de huidige nomenklatuurregels zijn deze nieuwe namen (de oudste in hun rang) prioritair.

Zoals BENTHAM (1878: 353) heeft opgemerkt, vormt Schoenus een moeilijk op te splitsen groep, en slechts op grond van habituele verschillen in het bloemgestel heeft hij series kunnen vormen, een indeling die door KÜKENTHAL (1938a) grotendeels kon worden overgenomen. Twee taxa vormen hierop een uitzondering en laten zich toch vrij goed van de andere Schoenus-soorten onderscheiden, nl. de sectio Helothrix (Nees) Kük. en het subgenus Pseudomesomelaena Kük.

De sectio Helothrix bevat een tiental soorten, gekenmerkt door een meestal vertakte, vaak liggende of kruipende en altijd goed bebladerde stengel met een gereduceerd bloemgestel. Daarenboven blijken nu deze soorten een wat afwijkend embryotype te vertonen, beschreven als het Helothrix-type (VERBELEN 1970: 155-156, fig. 6, a-b), dat van het Schoenus-type verschilt door de oriëntatie van de smalle kiemspleet, // aan b1 i.p.v. dwars op b1.

Het subgenus Pseudomesomelaena is opgericht voor enige afwijkende soorten, die in bepaalde opzichten bijzonder op Mesomelaena lijken (korte rachilla-internodia, verdikte stengelbasis, bruinrode vezelende bladscheden), maar zich door de vruchtbouw en stijlvorm toch weer bij Schoenus aansluiten. Het embryo van de enige in dit opzicht bestudeerde soort lijkt meer op dat van Schoenus dan op dat van Mesomelaena...

Het blijkt zeer moeilijk om differentiërende kenmerken t.o.v. verwante genera te geven, die voor alle Schoenus-soorten opgaan. Meestal zijn de rachilla-internodia gestrekt en zigzag verlopend (maar niet bij het subgenus Pseudomesomelaena, S. duthiei (C.B. Clarke) Kük., S. pygmaeus S.T. Blake); meestal zijn er 2 of meer bloemetjes ontwikkeld (maar slechts 1 bij S. antarcticus (Hook. f.) Dusén, S. capillifolius Cooke, S. turbinatus (R.Br.) Poir., en fakultatief bij nog een twintigtal soorten!); meestal zijn de laagste bloemetjes fertiel en de hogere m (maar niet bij o.a. S. curvifolius (R.Br.) Poir. en S. duthiei (C.B. Cl.) Kük.); meestal is de stijlbasis niet verdikt en afvallend (maar niet bij S. calyptratus Kük. en S. pygmaeus S.T. Blake); de glumellae zijn meestal borstelhaarvormig en ruw, of ontbreken (maar zijn vlak bij S. squamellatus Kük. en S. tenuissimus (Hook. f.) Benth., en nog pluimvormig bij o.a. S. natans (F. v. Muell.) Benth., S. turbinatus, S. humilis Benth.,...); meestal zijn er 3 meeldraden per bloemetje, maar sommige soorten bezitten er 6, of 2, of zelfs 1 (KÜKENTHAL 1938a: 8); enz.

Blijkbaar zijn dus heel wat overgangsvormen naar verwante genera wel bekend, maar nog niet goed gekend, vaak ook omdat voldoende materiaal ontbreekt. Vooral Australië met zijn talrijke soorten, waaronder kleine, kussenvormende (BLAKE 1969: 41-42), herbergt nog veel slechtbegrepen taxa (LATZ 1979: 350), en zeker daar ligt de sleutel tot een beter begrip van Schoenus en zijn relatie tot enige verwante genera.

Even, ter illustratie, nog een voorbeeld van deze kleine Australische Schoeni: Schoenus macrocarpus Black was oorspronkelijk en wellicht korrekt in Schoenus beschreven; omwille van de rechte rachilla met korte internodia, de distiche glumae en het fertiele bovenste bloemetje werd deze eerst als Cladium monocarpum (Black) Black, en wat later als Tetraria monocarpa (Black)



Black herdoopt. BLAKE (1943a: 53-54) tenslotte kon aantonen dat dit taxon best in te sluiten is in Schoenus als S. carsei Cheesem., vermits de rachilla bij rijpheid toch iets over het vruchtje is gekromd.

## 2. Gegevens per soort

### 1) Schoenus brevifolius R.Br.

#### A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.1)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP, de bracteae hebben een gesloten bladschede, en profyllen zijn goed ontwikkeld.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP; ook hier vertonen de bracteae een gesloten bladschede en zijn de profyllen goed ontwikkeld.
- De aartjes zijn opgebouwd uit ca. 10 distiche glumae, die zuiver van de rachilla loskomen; de grootste glumae 6, 7 en 8 axillieren elk een 2sl bloemetje (alleen jonge toestand gezien), dat telkens door de hogere gluma wordt omhuld; de rachilla-internodia tussen en boven de bloemetjes zijn verlengd en gebogen.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+0 meeldraden zonder glumellae, en een trimeer gynoecium, met een niet verdikte en afvallende stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen gegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- L.A.S. Johnson NSW 21405, Australië (U)

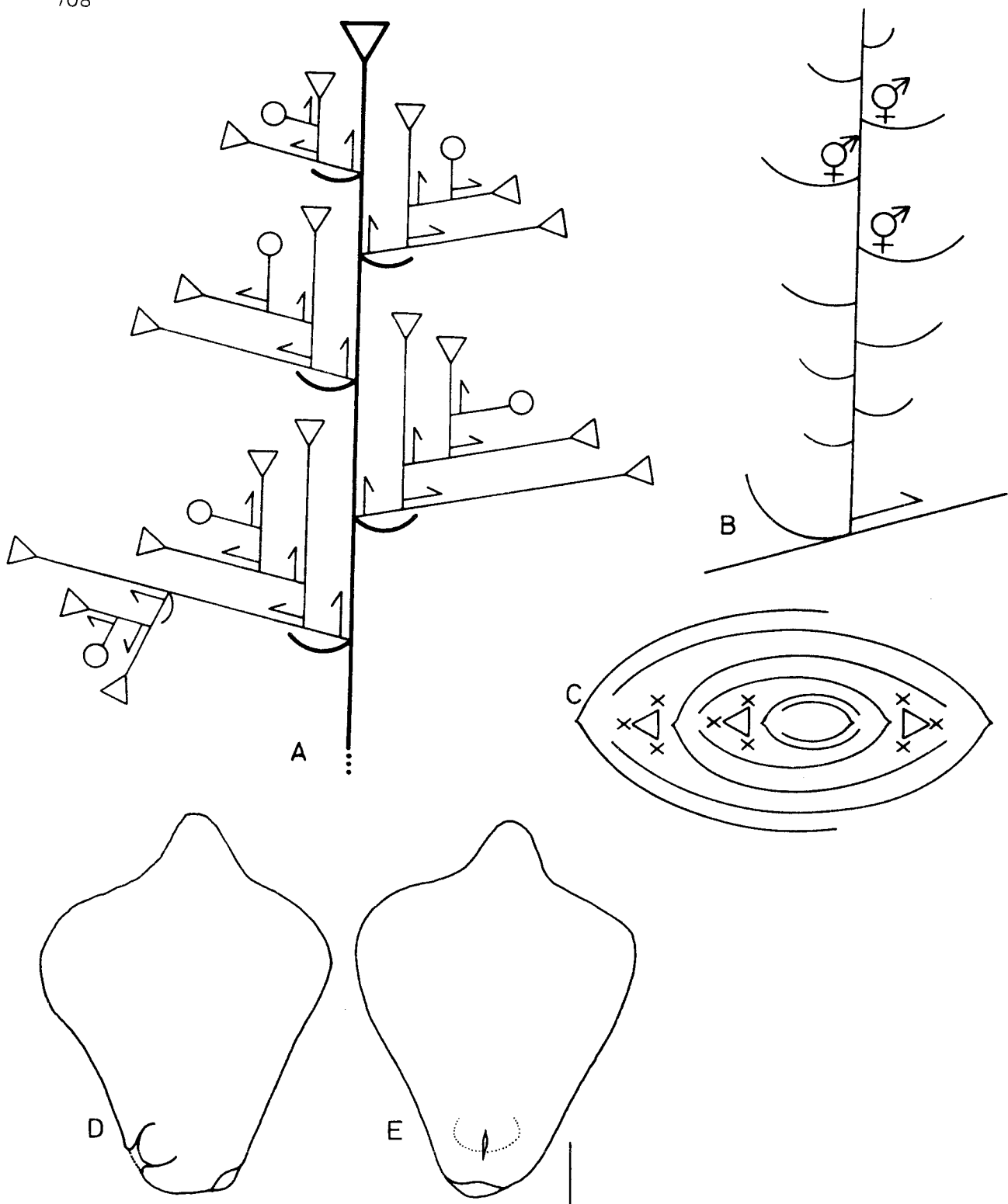


FIG. 8.12.1

*Schoenus brevifolius* R.Br. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, zijzicht. -C: apikaal deel van een lateraal aartje, bovenzicht. (A-C: Johnson NSW 21405, U).

*S. calostachyus* (R.Br.) Poir. -D: embryo, sagittaal. -E: id., frontaal. (D-E: naar VERBELEN 1969: fig. 7).

2) Schoenus calostachyus (R.Br.) Poir.

## A. Bloemgestel:

- Slechts een klein stukje van een bloemgestel kon worden bestudeerd, en dit lijkt op dat van S. brevifolius, maar zonder profyllen.
- Een aartje is opgebouwd uit ca. 12 distiche glumae, met in de oksel van de grootste gluma 7, 8, 9 en 10 telkens een 2sl bloemetje, waarvan 7 en 9 functioneel m lijken (onzekeer!); de bloemetjes worden telkens door de hogere gluma omhuld.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VERBELEN 1970: 155-156, fig. 7, a-b)  
(FIG. 8.12.1)

- De omtrek is obovaat, met ingebogen flanken, en een papilvormig uitgegroeid kotyl.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, schuin lateraal;  
              - wk is goed ontwikkeld, subbasaal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, ligt voor b1 en staat dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie: geen gegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Brass 8535, Papua (U)
- M. Jacobs 5665, Borneo (L)
- E. Polak 728, Borneo (L)

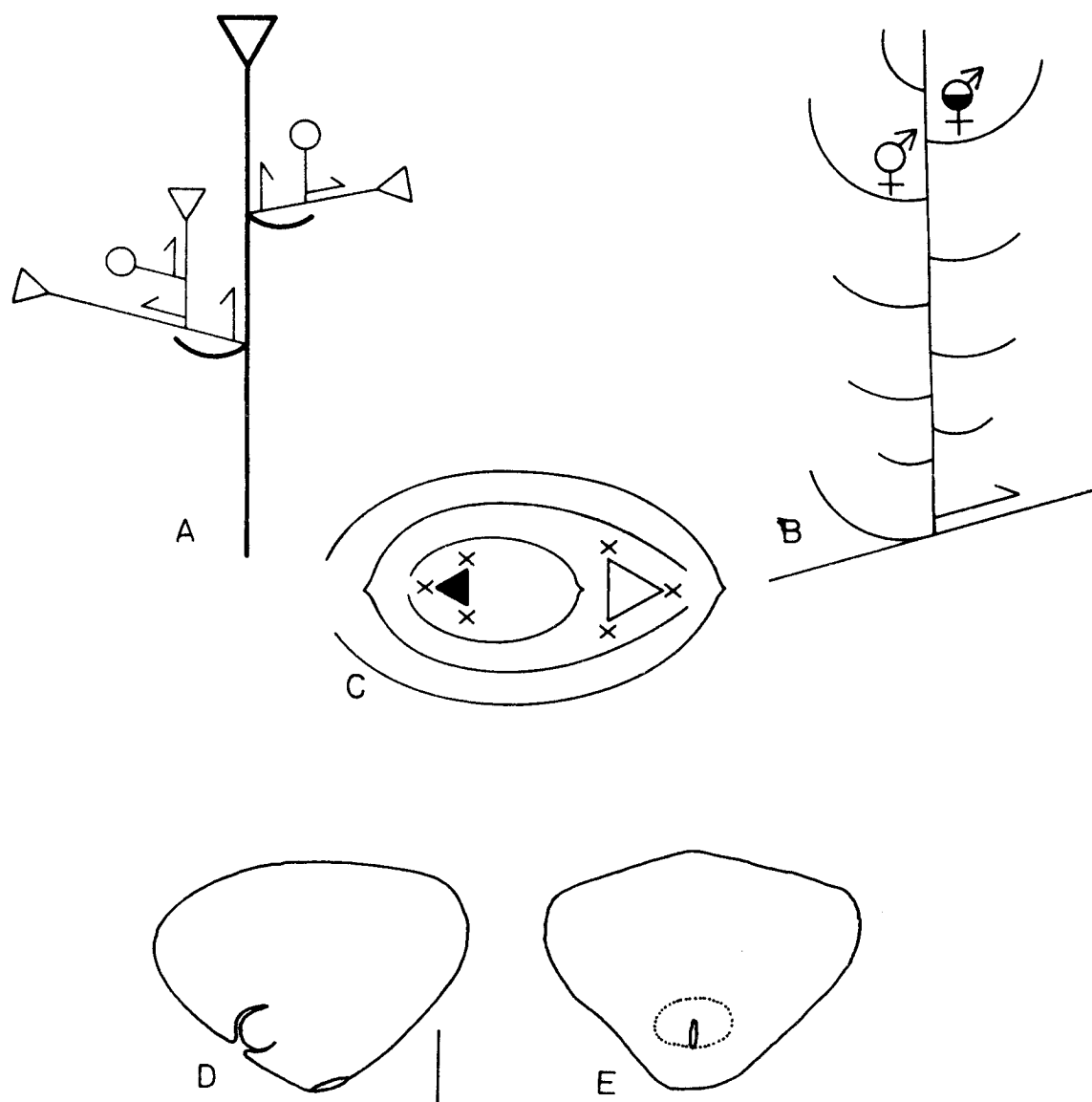


FIG. 8.12.2

*Schoenus ericetorum* R.Br. -A: bloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, zijzicht. -C: apikaal deel van een lateraal aartje, bovenzicht. -D: embryo, sagittaal. -E: id., frontaal. (A-C: Chippendale & Constable NSW 17519, U; D-E: naar VERBELEN 1969: fig. 16).

3) Schoenus ericetorum R.Br.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.2)

- Zoals bij S. brevifolius, maar veel minder vertakt.
- Het aartje bestaat uit 8-9 glumae, de grootste gluma 6 en 7, of 7 en 8 axillieren resp. een 2sl en een functioneel m bloemetje.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VERBELEN 1969: 22, fig. 16 & 1970: 155-156)  
(FIG. 8.12.2)

- De omtrek is afgerond obtrullaat.
- Verder cf. S. calostachyus.

Besluit: Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 245-248).
- METCALFE (1971: 443-450, fig. 3D, 60B).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Chippendale & Constable NSW 17519, Australië (U)
- L.A.S. Johnson NSW 18970, ibid. (L)

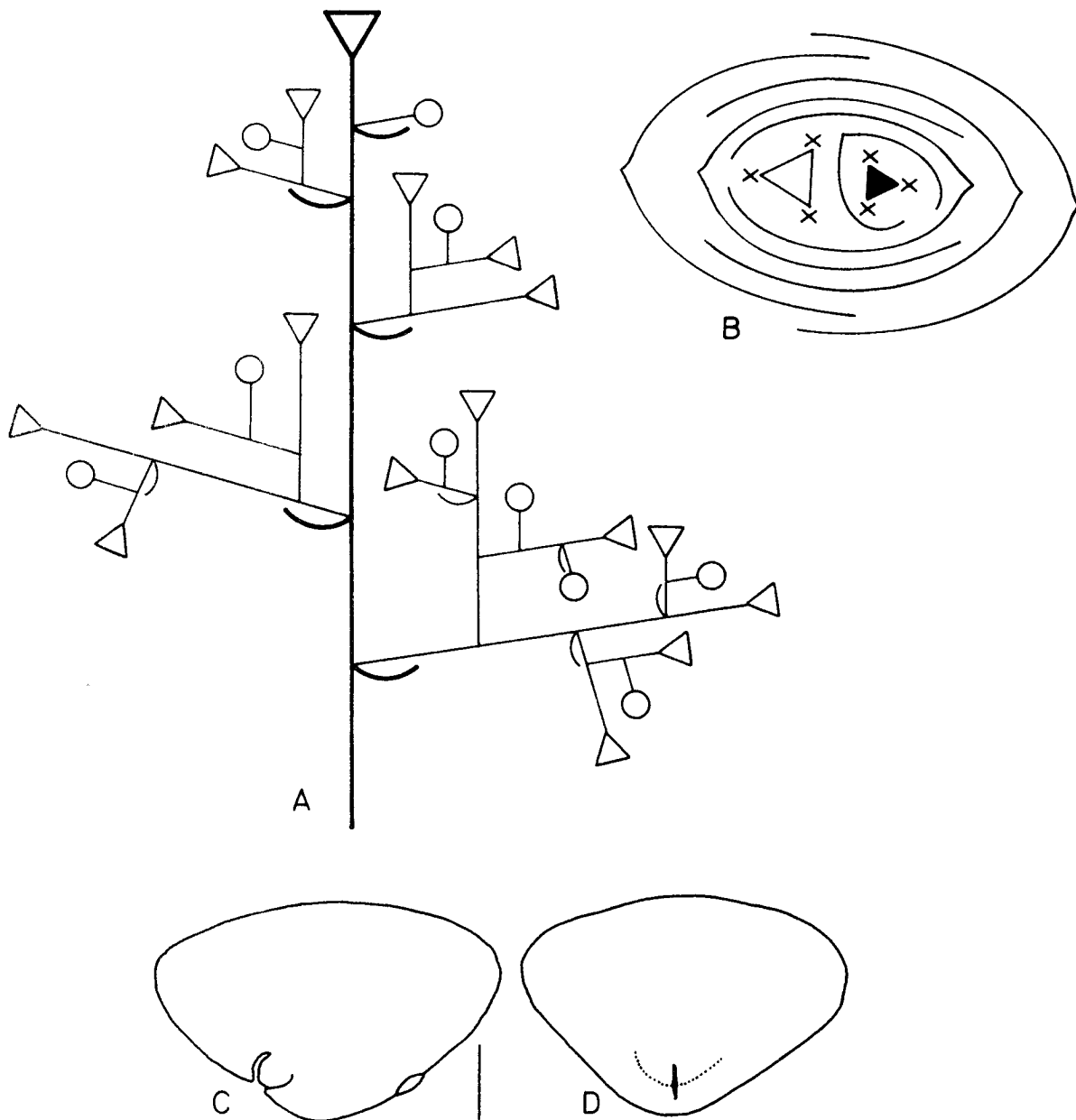


FIG. 8.12.3

*Schoenus falcatus* R.Br. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: aartje, boven-  
 zicht. -C: embryo, sagittaal. -D: embryo, frontaal. (A-B: Brass 8469, U; C-D:  
 naar VERBELEN 1969: fig. 4).

4) Schoenus falcatus R.Br.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.3)(\*A)

- Zoals bij S. brevifolius, maar zonder profyllen.
- Een aartje is opgebouwd uit 5-6 glumae, en de grootste glumae 3 en 4, of 4 en 5 axilleren resp. een 2sl en een funktioneel m bloemetje.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VERBELEN 1969: 20, fig. 4 & 1970: 155-156)  
(FIG. 8.12.3)

- De omtrek is afgerond obtrullaat.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, schuin lateraal;  
              - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken,  
                  schuin lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 245-248).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- L.J. Brass 8469, Papua (U)
- E. Henty NGF 10686, Nieuw-Guinea (L)
- Kostermans 1137, Thailand (L)

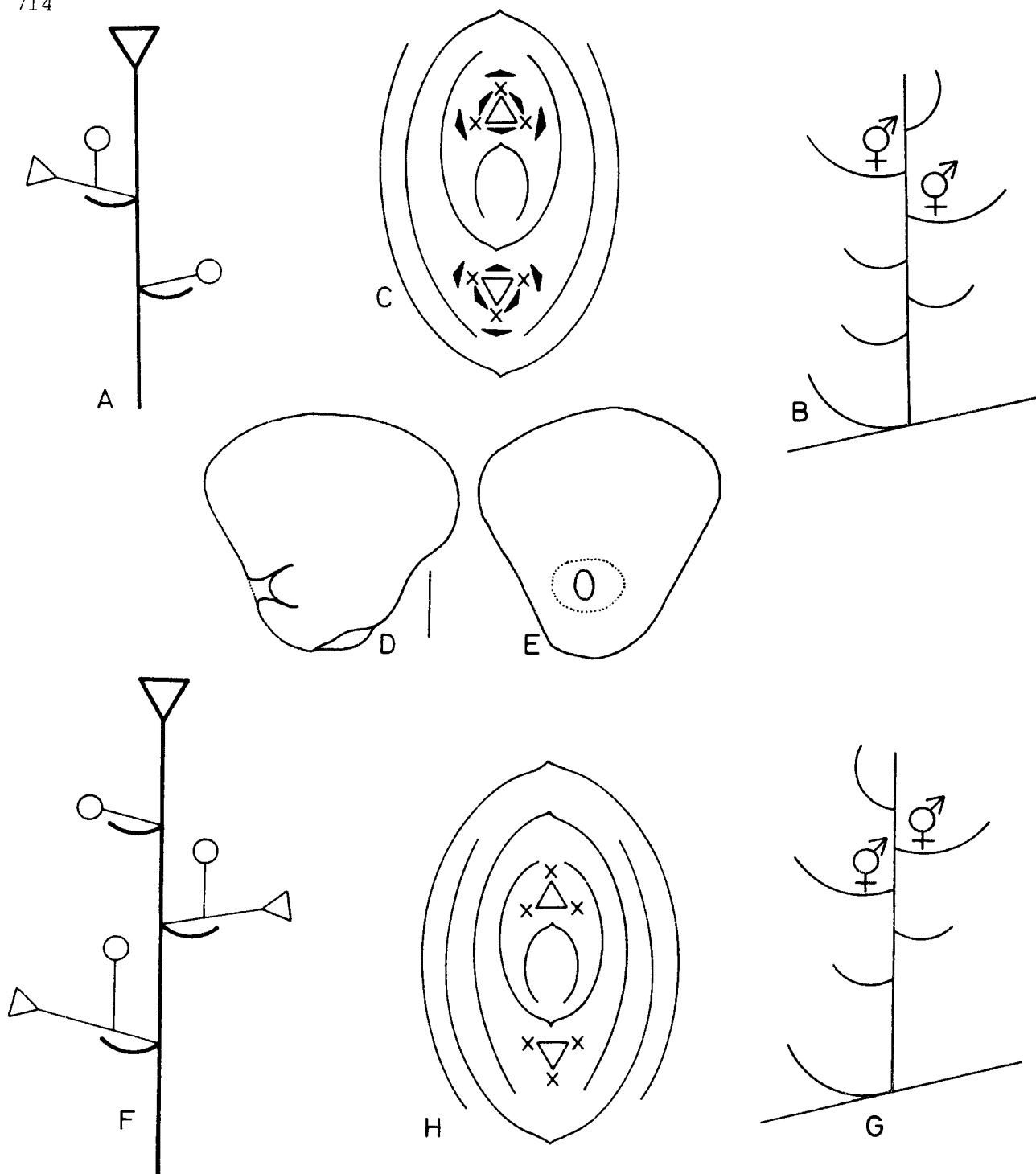


FIG. 8.12.4

*Schoenus ferrugineus* L. —A: bloemgestel, zijzicht. —B: lateraal aartje, zijzicht. —C: apikaal deel van een lateraal aartje, bovenzicht. —D: embryo, sagittaal. —E: embryo, frontaal. (A-C: Rutter 4677, GENT; D-E: naar VERBELEN 1969: fig. 14).

*Schoenus longibracteatus* Kük. —F: bloemgestel, zijzicht. —G: lateraal aartje, zijzicht. —H: id., bovenzicht. (F-H: Jacobs 5719, L).



5) Schoenus ferrugineus L.

## A. Bloemgestel: (MEERT 1978: 104, fig. 163-166)(FIG. 8.12.4)

- De hoofdas vertakt volgens een dicht NVP, de bracteae hebben geen gesloten bladschede en profyllen ontbreken volledig.
- De ev. zijassen vertakken wellicht volgens een gemengd PVP-NVP, of vaak alleen PVP, zonder profyllen.
- Een aartje is opgebouwd uit 6-8 distiche glumae, twee glumae onder de voorlaatste gluma dragen elk een 2sl bloemetje, dat telkens door de hogere gluma wordt omhuld; de rachilla-internodia tussen en boven de bloemetjes zijn verlengd en gebogen.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 glumellae, 3+0 meeldraden, en een trimeer gynoecium, met niet verdikte en afvallende stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VERBELEN 1970: 155-156, fig. 5, a-b)  
(FIG. 8.12.4)

- Zoals bij S. ericetorum, maar de ks is smal ellipsvormig.

Besluit: Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 245-248).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- H.G. Bruun s.n., 1972, Zweden (GENT)
- Violleau 4677, Duitsland (GENT)

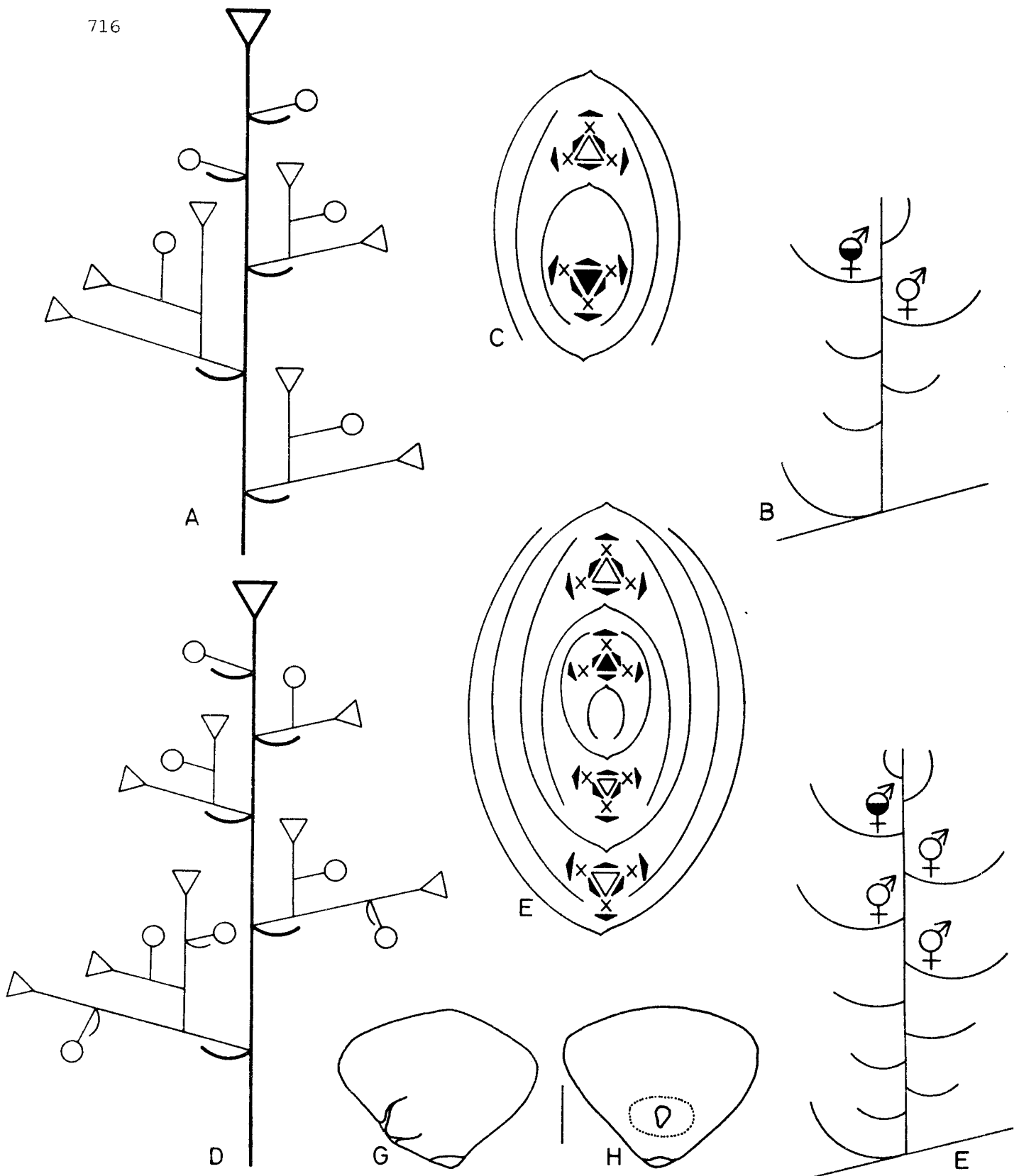


FIG. 8.12.5

Schoenus maschalinus Roem. et Schult. -A: bloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, zijzicht. -C: apikaal deel van een lateraal aartje, bovenzicht. (A-C: Constable 6483, L).

Schoenus nigricans L. -D: bloemgestel, zijzicht. -E: lateraal aartje, zijzicht. -F: apikaal deel van een lateraal aartje, bovenzicht. -G: embryo, sagittaal. -H: id., frontaal. (D-F: Goetghebeur 2721, GENT; G-H: naar VERBELEN 1969: fig. 15).

6) Schoenus longibracteatus Kük.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.4)

- Zoals bij S. brevifolius, maar sterk vereenvoudigd, en zonder profyllen.
- Een aartje is opgebouwd uit 5 distiche glumae, waarvan de grootste glumae 2 en 3 elk een 2sl bloemetje axilleren (alleen jonge aartjes gezien), telkens omhuld door de hogere gluma.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie: geen gegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- M. Jacobs 5719, Borneo (L)

7) Schoenus maschalinus R.et S.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.5)(\*A)

- Zoals bij S. longibracteatus, maar het aartje heeft 5-6 glumae, waarvan de grootste glumae 3 en 4, of 4 en 5 resp. een 2sl en een funktioneel m bloemetje axilleren, telkens omhuld door de hogere gluma; een 2sl bloemetje is opgebouwd uit 3+3 glumellae, 3+0 meeldraden, en een trimeer gynoecium.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie: geen gegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- E.F. Constable 6483, Australië (L)
- A. Kneucker, Cyp. Exsicc. 211, Filippijnen (GENT)

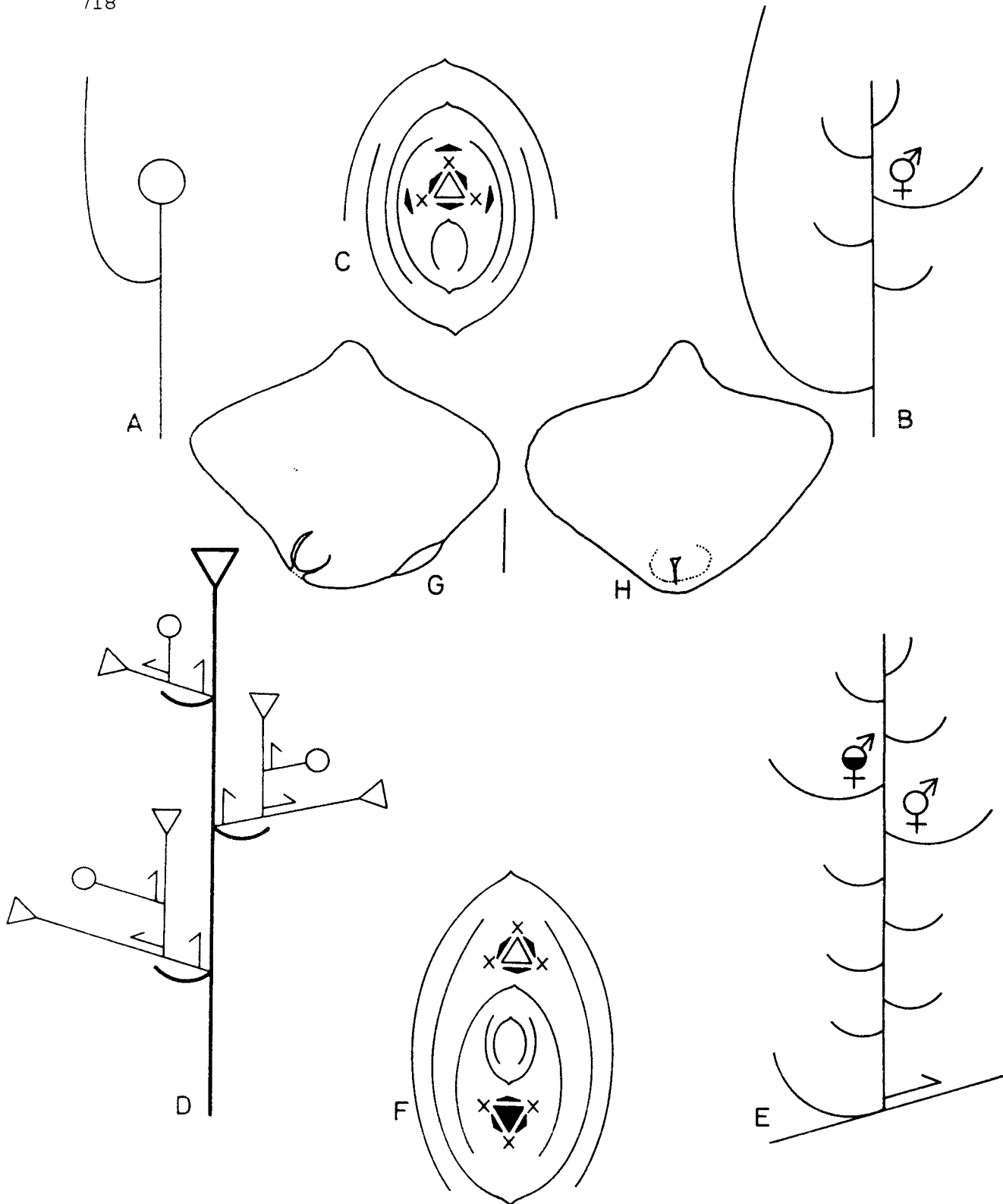


FIG. 8.12.6

*Schoenus nitens* (R.Br.) Poir. var. *concinus* (Hook.f.) Cheesem. —A: bloemgestel, zijzicht. —B: aartje, zijzicht. —C: aartje, bovenzicht. (A-C: Mason 3211, L).

*S. sparteus* R.Br. —D: bloemgestel, zijzicht. —E: lateraal aartje, zijzicht. —F: apikaal deel van een aartje, bovenzicht. —G: embryo, sagittaal. —H: id., frontaal. (D-F: Brass 8578, U; G-H: naar VERBELEN 1969: fig. 5).

8) Schoenus nigricans L.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.5)

- Zoals bij S. ferrugineus, maar rijker vertakt.
- Een aartje is opgebouwd uit 9-12 distiche glumae, waarvan 3-4 glumae onder de voorlaatste gluma elk een 2sl bloemetje axilleren; meestal zijn de laagste twee fertiel en de bovenste twee funktioneel m, maar dit verschijnsel is zeer variabel.
- De bloemetjes bezitten geen glumellae.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (DIDRICHSEN 1897: 2; VERBELEN 1969: 22, fig. 15 & 1970: 155-156; JUGUET 1972: 553, pl. 4, fig. 14)  
(FIG. 8.12.5)

- Zoals bij S. ferrugineus.

Besluit: Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 245-248).
- METCALFE (1971: 443-450, fig. 60E).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- P. Goetghebeur 2721, Frankrijk (GENT)
- Violleau 2884, ibid. (GENT)

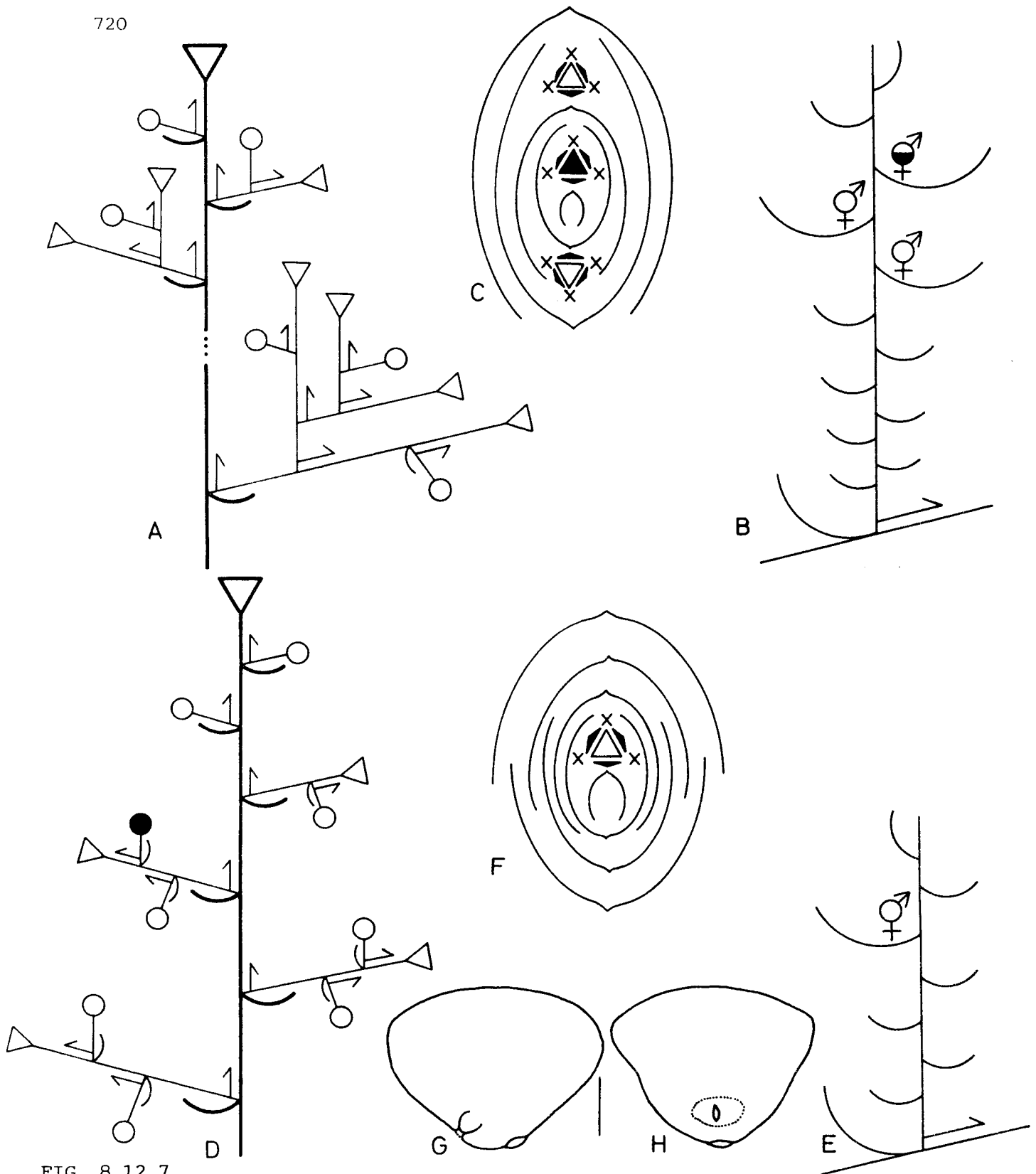


FIG. 8.12.7

*Schoenus tendo* Banks & Sol. ex Hook.f. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, zijzicht. -C: apikaal deel van een aartje, bovenzicht. (A-C: Bernardi 9826, WAG).

*S. turbinatus* (R.Br.) Poir. -D: bloemgestel, zijzicht. -E: lateraal aartje, zijzicht. -F: aartje, bovenzicht. -G: embryo, sagittaal. -H: embryo, frontaal. (D-F: Constable 4379, L; G-H: naar VERBELEN 1969: fig. 18).

9) Schoenus sparteus R.Br.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.6) (\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP, de bracteae hebben een gesloten bladschede, de profyllen zijn goed ontwikkeld; de zijassen vertakken volgens een PVP, profyllen zijn alle goed ontwikkeld.
- Een aartje is opgebouwd uit ca. 10 distiche glumae, waarvan de grootste glumae 6 en 7 resp. een 2sl en een funktioneel m bloemetje axilleren; deze bloemetjes worden telkens door de hogere gluma omhuld; de rachilla-internodia tussen en boven de bloemetjes zijn verlengd en gebogen.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 0+3 glumellae, 3+0 meeldraden, en een trimeer gynoecium, met een niet verdikte en afvallende stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VERBELEN 1969: 20, fig. 5-6 & 1970: 155-156)  
(FIG. 8.12.6)

- Zoals bij S. falcatus, maar het kotyl is soms papilvormig uitgegroeid.

Besluit: Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie: geen gegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- L.J. Brass 8578, Papua (U)
- J. Elbert 4547, Molukken (L)
- Specht 941, Australië (L)

10) Schoenus tendo Banks et Soland. ex Hook. f.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.7)

- Zoals bij S. brevifolius, maar een aartje is opgebouwd uit ca. 12 distiche glumae, waarvan de grootste glumae 8, 9 en 10 elk een 2sl bloemetje dragen, bloemetje 10 is vaak funktioneel m; een 2sl bloemetje heeft 0+3 glumellae, 3+0 meeldraden, en een trimeer gynoecium.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie:

- PEISL (1957: 184).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- L. Bernardi 9826, Nieuw-Caledonië (WAG)

11) Schoenus turbinatus (R.Br.) Poir.

A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.7)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een dicht NVP, de bracteae hebben geen gesloten bladschede, profyllen zijn eerder zwak of onregelmatig ontwikkeld.
- De zijassen vertakken volgens een dicht NVP; ook hier hebben de bracteae geen gesloten bladschede en zijn de profyllen zwak of onregelmatig ontwikkeld.
- Een aartje is opgebouwd uit ca. 7 distiche glumae, waarvan gluma 5 een 2sl bloemetje axilleert, die door de grootste (!) gluma 6 wordt omhuld; alle rachilla-internodia blijven kort en recht.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 glumellae, 3+0 meeldraden en een trimeer gynoecium, met niet verdikte en afvallende stijlbasis; de glumellae zijn geveerd.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VERBELEN 1970: 155) (FIG. 8.12.7)

- Zoals bij S. ericetorum.

Besluit: Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie: geen gegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- J.H. Camfield s.n., 1897, Australië (L)
- Constable 4379, ibid. (L)
- Johnson & Constable NSW 19304 (U)



### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- De aartjesbouw in S. nigricans was de aanleiding voor CELAKOVSKY (1887: 150-152) om een hypotese te toetsen, die kort voordien door PAX (1886: 290) was geformuleerd. Die toets bleek zeer positief, want de bekende zigzaggende rachilla en de omhulling van de lagere bloemetjes door de hogere gluma is bij Schoenus meestal zeer uitgesproken en inderdaad van aard om een cymeuze bouw (i.c. rhipidium) van het "aartje" aan te nemen. De ontkrachting hiervan is reeds beschreven in deel 2B2a, en wordt hier kort herhaald. De cymeuze bouw werd eerst aangenomen voor de subfamilie "Rhynchosporoideae" alleen. Dit fundamenteel verschil in aartjesbouw binnen een homogene familie leek onwaarschijnlijk, en bijgevolg werd een cymeuze bouw voor de aartjes van alle Cyperaceae aangenomen (KERN 1962a: 145). Bij de Cypereae echter kan eenvoudig worden aangetoond dat zoiets zeer onwaarschijnlijk zoniet onmogelijk is (RAYNAL 1971: 601-603), en voor de bijzondere bouw van het aartje in de rhynchosporoïde groep is eveneens een veel eenvoudiger verklaring gevonden (HAINES 1967: 61-62).
- Dit zeer typische kenmerk voor Schoenus, nl. de zigzaggende rachilla met gestrekte internodia, is inderdaad bij de meeste Schoeni goed waarneembaar. Niettemin zijn soorten met verkorte rachilla bekend, zoals S. rhynchosporoides (Steud.) Kük. (KÜKENTHAL 1938a: 6, 20), S. clandestinus Blake, S. latitans Blake (BLAKE 1949: 49-50), S. pygmaeus Blake (BLAKE 1969: 41-42).

#### B. Embryo:

- VERBELEN (1970: 155) beschrijft het embryo van nog enkele andere soorten, en die behoren alle tot het Schoenus-type. Een uitzondering wordt gevormd door de soorten uit de sectio Helothrix, waarbij alle bestudeerde embryo's een smalle ks // b1 vertonen, en door VERBELEN als het Helothrix-type worden beschreven (FIG. 8.12.8).
- JUGUET (1972: 553-554, 563, pl. 4) heeft de ontogenie van het embryo van S. nigricans L. bestudeerd, en komt tot het besluit dat deze soort "présente des caractères de moindre évolution".

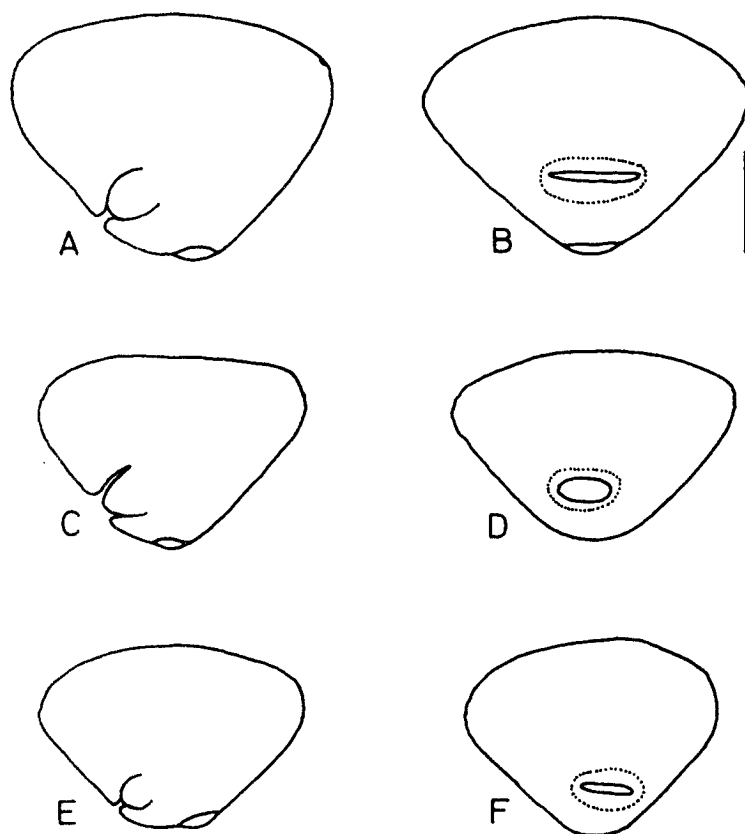


FIG. 8.12.8

Schoenus apogon Roem. & Schult. -A: embryo, sagittaal. -B: id., frontaal. (A-B: naar VERBELEN 1969: fig. 11).

S. setiformis S.T. Blake -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (C-D: naar VERBELEN 1969: fig. 13).

S. foliatus (Hook.f.) Kük. -E: embryo, sagittaal. -F: id., frontaal. (E-F: naar VERBELEN 1969: fig. 10).

## C. Anatomie:

- Alle verdere mij bekende bronnen vermelden voor de bestudeerde Schoenus-soorten steeds een anatomie van het eucyperoïde type (PFEIFFER 1927a: 131-132, sub Neolophocarpus, 134-135, fig. 142 & 139-140, sub Microschoenus; METCALFE 1971: 443-450), hoewel PFEIFFER (1927a: 135) voor Schoenus kransvormig rond de vaatbundels gerangschikte palissadecellen beschrijft.
- Voor Schoenus (net als voor de "Rhynchosporae") kon METCALFE (1971: 446) besluiten dat dit grote genus geen absoluut differentiërende kenmerken tegenover de andere genera bezit. Uit de bespreking daarbij valt niettemin op dat de sporadisch tot meer frekwent aanwezige bijzondere kenmerken, zoals de vorm van de silica-afzettingen, de ligging van de vaatbundels, de aanwezigheid van substomatale holten,...vnl. de rhynchosporoïde affiniteit aantonen.

## 4. Bespreking

De omhulling van de bloemetjes door de hogere gluma, de armbloemige aartjes, de funktioneel verschillende bloemetjes, het in principe pluimvormig bloemgestel, het Schoenus-embryotype,... zijn alle typische rhynchosporoïde kenmerken, die bij de meeste Schoeneae-genera worden waargenomen. Bijgevolg ligt het probleem niet hier, in het herkennen van de rhynchosporoïde affiniteiten, maar in het afgrenzen van de genera t.o.v. elkaar in het beschrijven van de ingewikkelde verwantschapsrelaties.

Het mooiste en meest elegante diagnostisch kenmerk voor Schoenus lag in de bouw van de rachilla, die zich strekt tussen en zich ombuigt over het ene of de enkele vruchtjes die in het aartje worden gevormd. Låg, want diverse soorten die omwille van hun gelijkende vruchtbouw toch bij Schoenus aansluiten, vertonen dit kenmerk niet.

Enerzijds is er het subgenus Pseudomesomelaena met drie soorten die behoorlijk afwijken van de typische Schoeni, door hun dicht hoofdjesachtig bloemgestel, de korte en rechte rachilla-internodia, de geveerde glumellae, de knolvormig verdikte stengelbasis, en die daardoor enigzins op Mesomelaena gaan lijken (KÜKENTHAL 1938a: 17), evenwel zonder de diagnostische kenmerken van dat genus te bezitten.

Daarnaast zijn uit Australië een aantal kleine, kussenvormig groeiende Schoeni bekend, met basale of subsessiele aartjes, zoals S. clandestinus S.T. Blake en S. latitans S.T. Blake (BLAKE 1949: 49-50), S. pygmaeus S.T. Blake (BLAKE 1969: 41-42). Hun aartjes zijn meestal eenbloemig, en hun rachilla is slechts zeer lichtjes of niet meer gekromd rond het vruchtje. In meerdere opzichten doen deze soorten denken aan Oreobolus, evenwel zonder de kenmerkende glumellae en de distiche bladstand te vertonen (zie echter de bespreking van dat genus!).

Helothrix-soorten komen door hun "korrekte" rachillakromming dicht bij Schoenus, waarvan ze afwijken in enige habituele kenmerken, maar ook een embryografische variant lijkt hiermee gekorreleerd. Een afscheiding als sectio is dus zeker aangewezen. Een hoger niveau, als genus bvb., lijkt me pas verantwoord indien een revisie kan aantonen dat behalve het embryografisch kenmerk ook de habituele verschillen (en graag nog zoveel mogelijk andere kenmerken erbij) valabel blijken te zijn. Het voorkomen van overgangssorten voor deze kenmerken zal een afscheiding als genus ten zeerste bemoeilijken. Helothrix zullen we niettemin blijven beschouwen als een monofyletische groep die bij haar afscheiding een wellicht parafyletisch genus Schoenus achterlaat, en de voordelen van een generische erkenning lijken me nog wat twijfelachtig, zeker zolang de relaties binnen de Schoeneae niet beter zijn gekend (\*A).

## 12.2. Gymnoschoenus Nees

---

### 1. Taxonomie

Type: Gymnoschoenus adustus Nees, nom. illeg. (= G. sphaerocephalus (R.Br.) Hook. f.).

De taxonomische historie van dit genus is in hoge mate gelijklopend met die van Mesomelaena: de twee Australische soorten hebben omzwervingen achter de rug tussen Mesomelaena, Schoenus en Chaetospora. Vooral doordat BENTHAM (1878: 377) beide genera heeft verenigd, is Gymnoschoenus geruime tijd vergeten geraakt, tot CLARKE (1908a: 127 & 1909: t. 94) weer op de duidelijke verschillen ging wijzen. Ook KÜKENTHAL (1940a: 51-52, 56, 58) en WILSON (1981b: 182) houden -geargumenteerd- beide genera gescheiden.

Een belangrijke hindernis bij het bestuderen van deze taxa lijkt me het gebrek aan abundant fructificerend materiaal, maar ook bloeiende planten zijn slechts in geringe mate aanwezig in Westeuropese herbaria, waardoor analyses niet zo veelvuldig kunnen worden uitgevoerd...

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Gymnoschoenus sphaerocephalus (R.Br.) Hook. f.

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.9)(\*A)

- Het zeer dicht gedrongen terminaal hoofdje is opgebouwd uit een groot aantal aartjes, elk geaxilleerd door een relatief korte bractea, profyllen zijn niet waargenomen; het bloemgestel is echter door gebrek aan materiaal niet in detail geanalyseerd, maar lijkt wat op dat van Schoenus nigricans L.; de bracteae bezitten geen gesloten bladschede.

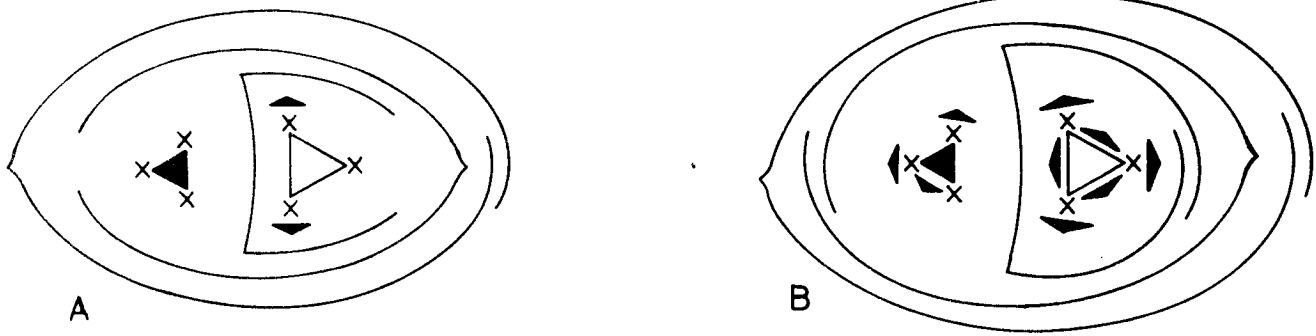


FIG. 8.12.9

*Gymnoschoenus sphaerocephalus* (R.Br.) Hook.f. —A-B: apikaal deel van een aar-  
tje, met glumae 4-6 en bloemetjes 4-5. (A: Boorman s.n., P; B: Constable  
22507, U).

- Het aartje bestaat uit 6 goed ontwikkelde, distiche glumae; de grootste glumae 4 en 5 axilleren resp. een m en een 2sl bloemetje, telkens omhuld door de hogere gluma.
- Een 2sl anthoïde is opgebouwd uit 3+3 zwak ontwikkelde, fijne glumellae, waarvan de buitenste drie elk een meeldraad axilleren, en verder een trimeer gynoecium; de stijlbasis is kaal, verdikt en blijvend; in een functieel m bloemetje zijn de glumellae nog minder ontwikkeld, en het gynoecium gereduceerd.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (WILSON 1981b: 182)

- Zoals bij Mesomelaena.

Besluit: Schoenus-type, goed ontwikkeld.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 137).
- METCALFE (1971: 298-300, fig. 42, A-B).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- J.L. Boorman s.n., 1912, Australië (P)
- Camfield NSW 22501, ibid. (K)
- E.F. Constable 22507, ibid. (U)
- R. Coveny & P. Hind 6302, ibid. (P)
- Rodway 53, Tasmanië (K)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Wellicht hoofdzakelijk op grond van het gelijkende bloemgestel en de distiche, 2-bloemige aartjes heeft BENTHAM (1878: 377-381) Gymnoschoenus met Mesomelaena verenigd. Van de vruchtjes heeft hij toen slechts heel jonge stadia gezien, waardoor de vrij opvallende verschillen tussen de volgroeide vruchtjes van beide genera niet in rekening konden worden gebracht; ook de kenmerken van de stijlbasis heeft hij niet kunnen waarnemen.
- Aan de basis van sommige aartjes is een profylloïde gluma waargenomen, maar met een asymmetrische vorm en soms drie goed ontwikkelde nerven. Ook de ligging van deze gluma doet vermoeden dat dit niet het echte aartjesprofyl voorstelt, maar eerder een wat abnormaal ontwikkelde gluma, wellicht o.i.v. de sterke pressie die tijdens de ontwikkeling in het hoofdje moet optreden. Ook de andere glumae nemen soms een profylloïd uitzicht aan, door een apikale scheur t.h.v. de middennerf en een asymmetrische uitgroei.

#### B. Embryo:

- In haar Mesomelaena-revisie heeft WILSON (1981b: 182) even Gymnoschoenus behandeld, vnl. om het te onderscheiden van Mesomelaena. Voor G. sphaerocephalus heeft ze kunnen vaststellen dat deze soort embryografisch lijkt op Mesomelaena, d.w.z. behoort tot het Schoenus-type.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 298, 299, fig. 42B) beschrijft en tekent het chlorenchym van de bladlamina bij G. sphaerocephalus als lichtjes radiaal van structuur. Vooreerst is deze structuur maar héél erg lichtjes radiaal, en ten tweede ontbreekt een essentieel chlorocyperoïd kenmerk, nl. de bijzondere parenchymatische binnenste vaatbundelschede. Het gaat dus zeker niet op om Gymnoschoenus een chlorocyperoïde anatomie toe te schrijven.



- Dezelfde auteur (l.c.: 298, 300, fig. 42B) vermeldt verder het voorkomen van uitzonderlijk grote en goed gedifferentieerde luchtholten onder de stomata, een kenmerk dat in geen ander genus zo goed is ontwikkeld als hier, maar onder minder gedifferentieerde vorm is waargenomen bij Reedia, Tricostularia en ...Baeothryon!
- Merkwaardig is de waarneming door PFEIFFER (1927a: 137) van axiaal gestrekte en moniliforme chlorenchymcellen in de bladlamina, wat door METCALFE (1971: 298) niet kon worden bevestigd.

#### 4. Bespreking

Hiervoor kan ik verwijzen naar de bespreking bij Mesomelaena, een nauwe verwant. Gymnoschoenus is trouwens een tijdje opgenomen in Mesomelaena, maar wordt nu m.i. terecht als een afzonderlijk genus erkend, omwille van de kenmerken aangegeven bij dit laatste genus (tabel 8.12.1).

Tabel 8.12.1 : Een vergelijking van Mesomelaena, Gymnoschoenus en Ptilanthelium

Kenmerk	<u>Mesomelaena</u>	<u>Gymnoschoenus</u>	<u>Ptilanthelium</u>
<i>Primaire bracteae</i> <i>aartje</i>	»	≤	>
<i>Glumatop</i>	lang naaldvormig	stomp	zeer lang en spits uitlopend
<i>Bloemetje</i>			
- <i>hoogste</i>	2sl	2sl	m (of 2sl ?)
- <i>laagste</i>	m	m	2sl
<i>Glumellae</i>			
- <i>vorm</i>	brede basis	haarvormig	top verbreed
- <i>blijvend</i>	-	?	+
<i>Antherakam</i>	langwerpig konisch	kort konisch	langwerpig konisch
<i>Vruchtje</i>			
- <i>ontrek overlans</i>	ovaal	obovaal	langwerpig
- <i>steel</i>	++	-	(+)
<i>Stijlbasis</i>			
- <i>verdikt</i>	+	+	+
- <i>ruw behaard</i>	+	+	-
- <i>blijvend</i>	-	+	+
<i>Embryo</i>			
- <i>type</i>	Schoenus	Schoenus	Carex
- <i>ontrek sagittaal</i>	breed obovaal	breed obovaal	langwerpig trullaat

### 12.3. Mesomelaena Nees

---

#### 1. Taxonomie

Lectotype: Mesomelaena stygia (R.Br.) Nees (lectotypificatie in KOYAMA 1961: 73).

Mesomelaena is een genus met slechts enkele soorten, die door verschillende auteurs uit Carpha, Chaetospora en Ptilanthelium zijn gehaald, omwille van hun onderlinge, min of meer duidelijke verwantschap. Uit de synonymie blijkt evenwel dat hun plaats in de Schoeneae ver van duidelijk is: buiten de drie reeds genoemde genera, hebben ook Schoenus, Lepidosperma en Gymnoschoenus als onderkomen voor Mesomelaena-soorten gefungeerd.

Het betreft hier dus weer een van die kleine genera uit de rhynchosporoïde groep, waaraan Australië tot wanhoop van veel cyperologen zo rijk is. BENTHAM (1878: 377-381) heeft trouwens Mesomelaena, Gymnoschoenus en Ptilanthelium verenigd, daarin gevolgd door PAX (1888: 115) en BAILLON (1894: 380). CLARKE (1908a: 127 & 1909: pl. 94) en KÜKENTHAL (1940a: 51-52) echter houden Mesomelaena en Gymnoschoenus uiteen, gebaseerd vnl. op kenmerken van het bloemetje (tabel 8.12.1). Tenslotte heeft WILSON (1981b) recent klaarheid in deze zaak gebracht, met haar heldere en goed gefundeerde revisie van Mesomelaena, waarin dit genus duidelijk van de min of meer verwante (gelijkende) genera wordt afgegrensd, en binnen het genus vijf soorten worden onderscheiden.

#### 2. Gegevens per soort

##### 1) Mesomelaena stygia (R.Br.) Nees

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.10)(\*A)

- Het zeer dicht gedrongen, pseudolaterale hoofdje bestaat uit een groot aantal aartjes, elk geaxilleerd door een relatief lange bractea; profyllen zijn niet

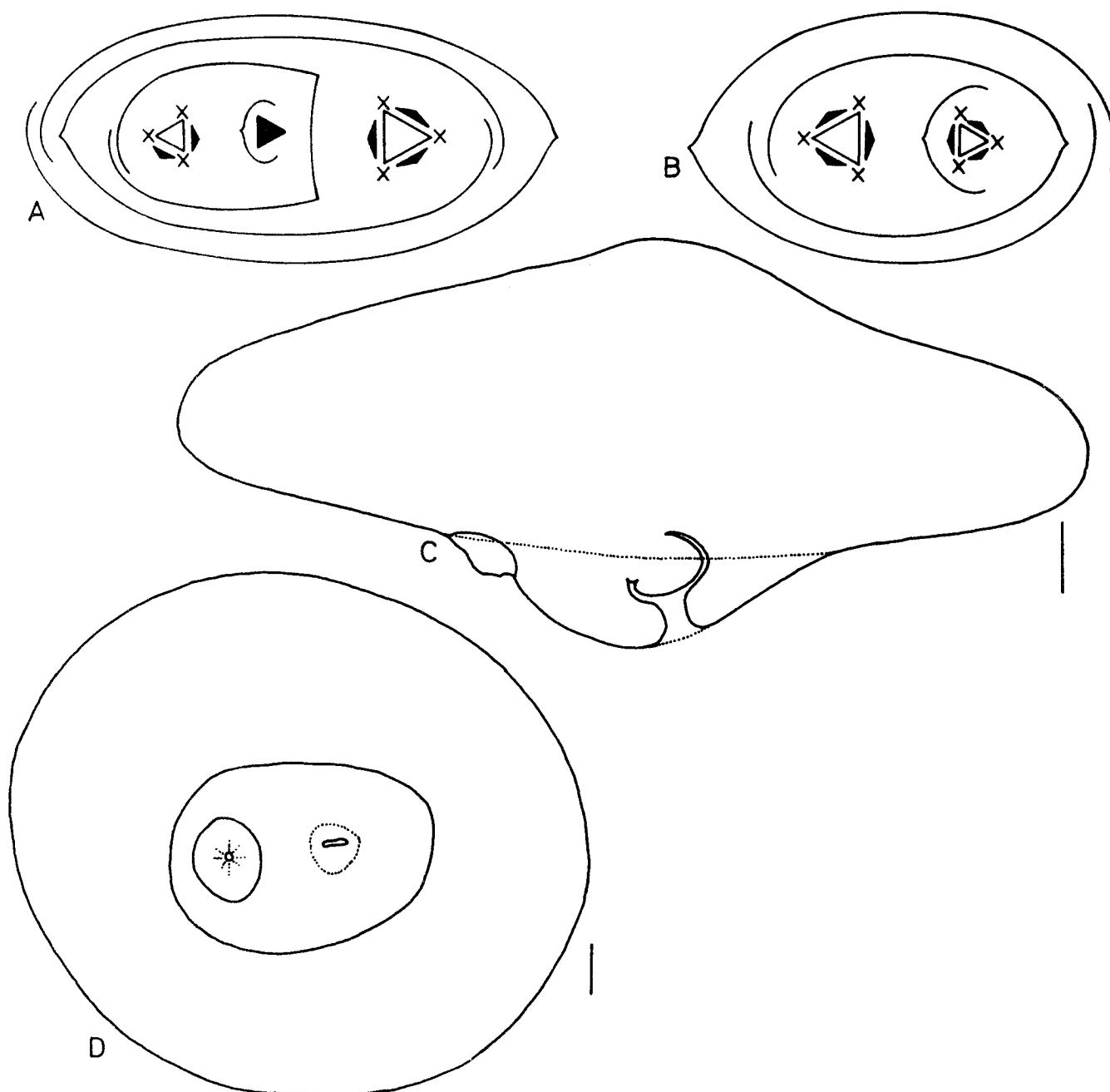


FIG. 8.12.10

*Mesomelaena stygia* (R.Br.) Nees: -A: apikaal deel van een aartje, met glumae 6-9 en bloemetjes 6-8. (A: Drummond 251, P).

*M. tetragona* (R.Br.) Benth. -B: apikaal deel van een aartje, met glumae 5-7 en bloemetjes 5-6. -C: embryo, sagittaal. -D: id., basaal. (B: Coveny 8059, P; C-D: Clifton 1493, L).

waargenomen; het bloemgestel is echter door gebrek aan voldoende materiaal niet in detail geanalyseerd, maar lijkt zo te zien goed op dat van Schoenus nigricans L.; de bracteae bezitten geen gesloten bladschede.

- Een aartje is opgebouwd uit een 8-tal goed ontwikkelde, distiche glumae, waarvan de grootste twee glumae 6 en 7 resp. een funktioneel m en een vr bloemetje axilleren, telkens door de hogere gluma omhuld; een negende, gereduceerde gluma is aanwezig tussen gluma 8 en de dorsale zijde van het vruchtje.
- Het funktioneel m bloemetje bestaat uit 0+3 glumellae, 3+0 meeldraden, en centraal een wat gereduceerd trimeer gynoecium; het 2sl bloemetje heeft een beter ontwikkeld gynoecium, dat tenslotte de enige vrucht zal opleveren; de stijlbasis is niet blijvend op de rijpe vrucht, die door de 3 uitgegroeide glumellae wordt omhuld en aan de basis is omgeven door een 3-lobbige discus (WILSON 1981b: fig. 4).

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (WILSON 1981b: 182)

- Zoals bij M. tetragona.

Besluit: Schoenus-type.

C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 249-250).
- METCALFE (1971: 384-388, fig. 53).
- WILSON (1981b: 182-185).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- S.T. Blake 18088, Australië (BRI)
- Drummond 251, ibid. (K, P)

2) Mesomelaena tetragona (R.Br.) Benth.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.10)(\*A)

- Zoals bij M. stygia, maar het aartje heeft meestal 7 glumae.
- Bloemetje 5 heeft 0+3 glumellae, die kort lijnvormig zijn en aan de rand kort getand; bloemetje 6 heeft 0+3 glumellae, maar die zijn aan de basis sterk verbreed, deze brede basis versmalt vrij abrupt, waardoor het geheel gaat lijken op een miniatuur-gluma met een heel lange top.
- Het vruchtje bezit een (op de duur afvallende?) dikke steel, de stijlbasis is verdikt, ruw en valt af met de rest van de stijl.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: (FIG. 8.12.10)

- De omtrek is zeer breed rhombisch met licht ingebogen flanken, in bovenzicht ellipsvormig met b1 en wk ongeveer t.h.v. de zwaartepunten van de langste as.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 weinig of niet, subbasaal tot schuin lateraal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, ingezonken, schuin lateraal.
- Frontaal: - de spleetvormige ks is subbasaal tot schuin lateraal zichtbaar, en staat dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 249-250).
- PFEIFFER (1927a: 136-137).
- METCALFE (1971: 384-388, fig. 53).
- WILSON (1981b: 182-185).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- A.L. Clifton 1493, Australië (L)
- R. Coveny 8059, ibid. (P)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Het vruchtje zit op een dikke, plompe steel, die aan de top min of meer drielobbig is, met elke lob t.h.v. een vruchthoek.
- KÜKENTHAL (1940a: 49,54) beschrijft een merkwaardige vormverandering van de glumellae bij M. tetragona: die zouden in de jonge bloem borstelhaarvormig zijn, bij een rijpe vrucht zou de basis verbreden. Ook WILSON (1981b: 185) heeft dit verschijnsel waargenomen, en toont verder dat de top van de glumellae bij rijpheid knievormig omgebogen is (l.c.: fig. 4d).
- WILSON (1981b: 185) heeft de gelegenheid gehad om vers materiaal te bestuderen, evenals talrijke herbariumspecimens, maar aan een nauwkeurige analyse van het bloemgestel is toch niet gewerkt. Ze beschrijft het als "capitate, hemispherical, globose or narrow fan-shaped, occasionally reduced to a single spikelet,..." (\*A).

#### B. Embryo:

- Voor de afgrenzing van genera binnen het Mesomelaena-complex heeft WILSON (1981b: 182) zich in de eerste plaats door de embryografische gegevens laten leiden; de morfologische en anatomische gegevens bevestigden de embryografische bevindingen. Het embryo van alle vijf Mesomelaena-soorten blijkt van het Schoenus-type, van een vorm zoals hier beschreven voor M. tetragona.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 388) en WILSON (1981b: 182-185) wijzen erop dat Mesomelaena enkele voor de Cyperaceae ongewone anatomische kenmerken bezit: korte cellen van een type zoals ook in de Poaceae-epidermis voorkomt, pseudodorsiventrale bladeren en bracteae (cf. Ptilanthelium, Cyathochaeta) en een stengel waar alle vaatbundels in het centrale mergparenchym liggen. Alle andere genera die 1 of meer van deze kenmerken bezitten, behoren tot de rhynchosporoïde groep.

#### 4. Bespreking

Haar plaats in de Schoeneae kunnen we Mesomelaena niet betwisten, door de zeer typisch rhynchosporoïde bouw van de aartjes en bloemetjes. Daarbij komt nog de bevestiging door de embryografie (Schoenus-embryotype met zeer breed obovale tot bijna rombische vorm) en door enige secundaire anatomische kenmerken, die dit genus deelt met diverse rhynchosporoïde genera zoals Epischoenus, Lepidosperma, Costularia, Gymnoschoenus, etc. (METCALFE 1971: 56-59).

Misschien kunnen we dit genus beschouwen als een gespecialiseerde zijtak van de Schoenus-lijn, samen met de dichte verwant Gymnoschoenus. Veel argumenten hiervoor zijn er niet, behalve het feit dat Schoenus veelvormig is en aanleiding kan hebben gegeven aan het ontstaan van diverse Australische afstammelingen.

Van Gymnoschoenus verschilt Mesomelaena o.a. door haar opvallende stijlbasis, de 3 goed ontwikkelde laminaire glumellae, het gesteelde vruchtje, en door haar bladeren met een vliezige, niet gecilieerde ligula (KÜKENTHAL 1940a: 51-52; WILSON 1981b: 182).



## 12.4. Ptilanthelium Steud.

---

### 1. Taxonomie

Type: Ptilanthelium chauvinii Steud., nom. illeg. (= P. deustum (R.Br.) Kük.).

Dit oorspronkelijk monotypisch genus werd opgericht door STEUDEL (1855: 166-167), maar met een niet foutloze beschrijving, die door KÜKENTHAL (1939d: 213) grondig werd afgekamd. Het blijkt dat de typesoort, P. chauvinii Steud. waarschijnlijk een (taxonomisch) synonym is van een soort die toen reeds lang bekend stond als Carpha deusta R.Br.; NEES (1834a: 300), CLARKE (1908a: 122) en PFEIFFER (1931: 179) hielden het hierbij, andere auteurs brachten de soort onder Rhynchospora, Chaetospora, Schoenus of Mesomelaena, een indicatie van veel onzekerheid en taxonomische problemen.

Naar aanleiding van zijn monografische studie besloot KÜKENTHAL (1939c: 106 & 1939d: 212) om het oude, vergeten genus van STEUDEL (l.c.) te revaloriseren, omdat Ptilanthelium een tussenvorm zou betekenen tussen Carpha en Mesomelaena: van Carpha verschilt het door de gewoon gele antherae, het hoofdjesachtig bloemgestel, en de lange smalle glumellae, van Mesomelaena door vrucht- en stijlbasissenmerken. Tenslotte vertoont Ptilanthelium nog een paar originele eigenschappen, waardoor de herenaming ervan op genusniveau inderdaad wenselijk lijkt.

Een tweede soort, P. graciliceps (C.B. Clarke) Kükenthal (verkeerd geciteerd als P. gracilipes!) blijkt uit een recent werk (WILSON 1981b: 182), ondanks een oppervlakkige gelijkenis met Ptilanthelium, eerder in Mesomelaena thuis te horen, omwille van de embryovorm, de afvallende en behaarde stijlbasis en de bijzondere bouw van de glumellae, die tijdens de vruchtrijsing basaal verbreden. Bijgevolg blijft Ptilanthelium voor zo ver bekend, een monotypisch genus.

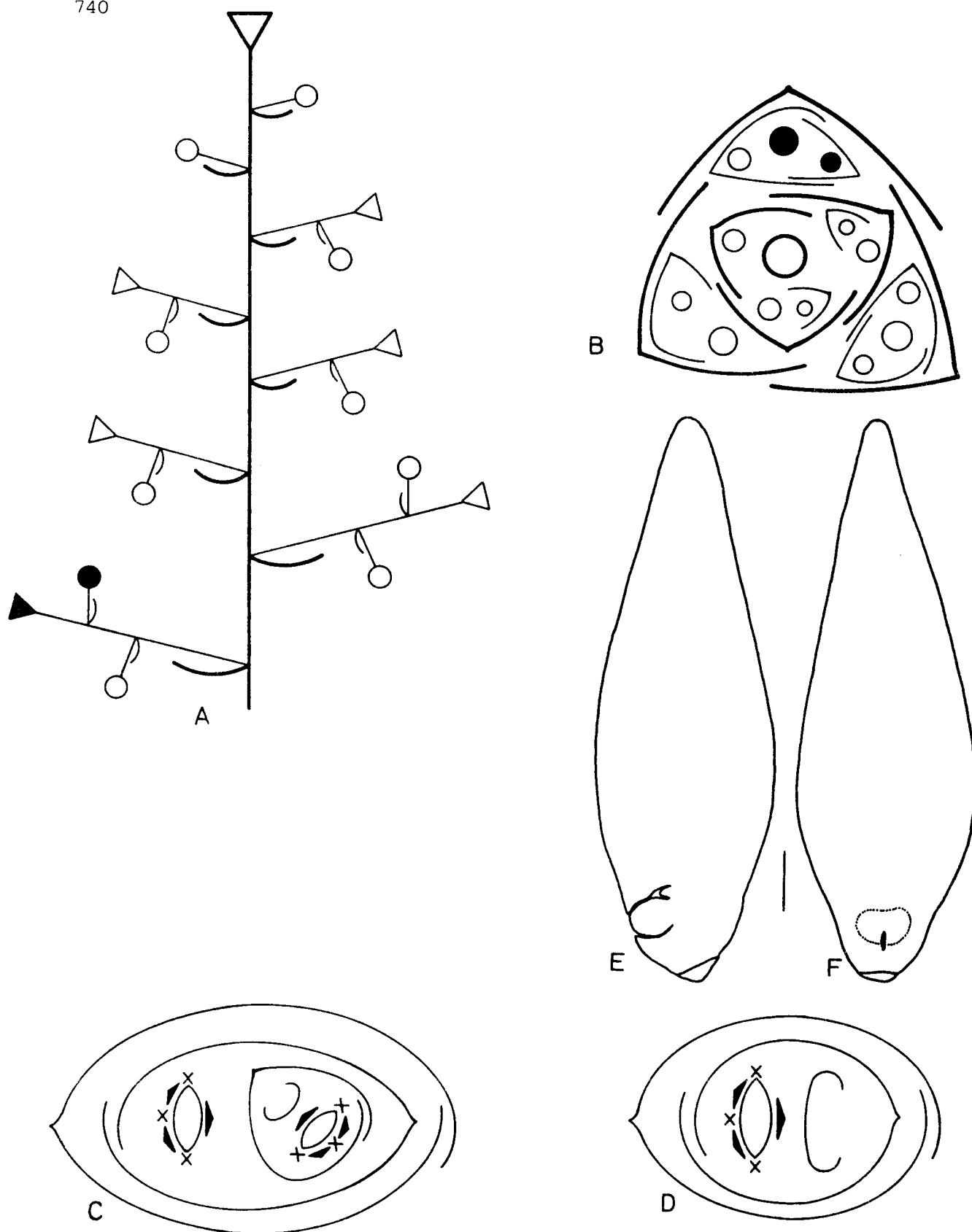


FIG. 8.12.11

*Ptilanthelium deustum* (R.Br.) Kük. —A: deelbloemgestel, zijzicht. —B: id., bovenzicht. —C: apikaal deel van een aartje met glumae 3-6 en bloemetjes 3-4. —D: id., met glumae 3-5 en bloemetje 3. —E: embryo, sagittaal. —F: id., frontaal. (A-D: Hubbard 3135, L; E-F: naar VERBELEN 1969: fig. 53).

## 2. Gegevens per soort

1) Ptilanthelium deustum (R.Br.) Kük.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.11)(\*A)

- Hoofd- en zijassen vertakken volgens een dicht NVP, met bracteae zonder gesloten bladschede, profyllen ontbreken echter volledig; de zijtakjes staan transversaal op het vlak bractea-hoofdas, en ze zijn sterk samengedrukt.
- Het aartje is opgebouwd uit 4-5 goed ontwikkelde, distiche glumae, en een vijfde of zesde gereduceerde gluma tussen de hoogste gluma en de dorsale zijde van het vruchtje; de glumae lossen zuiver van de rachilla, waardoor de internodia mooi zichtbaar worden.
- Gluma 3 axilleert een 2sl bloemetje, en gluma 4 soms een functioneel m bloemetje, of 2sl (KÜKENTHAL 1939d: 211), zelf niet waargenomen; deze bloemetjes worden telkens door de hogere gluma omhuld.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 0+3 glumellae (zeer lang en lijnvormig, wat breder in de bovenste helft, rand in de onderste helft geveerd, in de bovenste helft gestekeld), 3+0 meeldraden, en een trimeer gynoecium; de stijlbasis is zeer lang, verdikt, kaal en vergroeid met het vruchtje.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: (VERBELEN 1969: 46, fig. 53a,b &amp; 1970: 163, fig. 1a,b) (FIG. 8.12.11)

- De omtrek is langwerpig-trullaat.
- Sagittaal: - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 matig, lateraal gericht;  
- wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, subbasaal.
- Frontaal: - de ks is spleetvormig, lateraal waarneembaar, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 409-410, fig. 56 D-G).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- S.T. Blake 13130, Australië (K)
- C.E. Hubbard 3135, ibid. (L)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- De lossende glumae vormen m.i. een bijzonder goed kenmerk voor dit genus. De rachilla-internodia die daarvoor goed zichtbaar worden, zijn kort maar duidelijk ontwikkeld, behalve het bovenste tussen gluma 4 en 5 (waar bloemetje 4 zich op bevindt, geaxilleerd door gluma 4 en omhuld door gluma 5), dat 2-3x zo lang is en veel smaller. Dit moet wellicht in verband worden gebracht met de zich ontwikkelende vrucht die inderdaad aan de basis van dit lange internodium in de oksel van gluma 3 staat ingeplant.
- KÜKENTHAL (1939d: 211) vermeldt aartjes met 1-2(-3) bloemetjes, en alle zouden fertiel zijn, d.w.z. rijpe vruchtjes voortbrengen. Eigen waarnemingen zijn hiermee niet in overeenstemming, ofwel was het hogere gynoecium zwak ontwikkeld, ofwel zelfs helemaal ontbrekend.

## B. Embryo:

- Naast de zeer goede differentiatie van b1 en wk, valt ook de absolute grootte van het embryo bijzonder op, zodanig zelfs, dat VERBELEN (1970: 160) het nuttig acht om dit embryo als een Ptilanthelium-vorm van het Carex-type te onderscheiden.

## C. Vegetatieve anatomie:

- De bracteae zijn volgens METCALFE (1971: 409, fig. 56F) pseudodorsiventraal, i.c. met een morfologische bovenzijde die in feite voor het grootste deel wordt gevormd door de sterk uitgegroeide onderzijde, de echte bladranden ontmoeten elkaar in het midden van de morfologische bovenzijde, de echte bovenzijde is hier volledig gereduceerd. Kritiek op een dergelijke verklaring voor Cladium is geformuleerd door FISHER (1971), maar hier gaat het toch wel om een veel smaller en dikker bladtype dan dat van Cladium, wat relatief gezien breed en dun is. Mesomelaena en Cyathochaeta zouden eveneens aan het hier beschreven type beantwoorden.

## 4. Bespreking

Zoals voor veel rhynchosporoïde genera zijn de affiniteiten van Ptilanthelium nog niet zeer duidelijk. We vermoeden een bepaalde verwantschap met Schoenus, maar dan langs een andere zijtak dan die van Mesomelaena. Deze genera worden best als parallele vormen beschouwd, die zeer gelijkende bloemgestellen hebben opgeleverd, maar die door hun embryo- en bloemkenmerken duidelijk van elkaar verschillen. Dichte verwanten van Ptilanthelium zijn me niet bekend. De traditionele verbinding met Carpha (KÜNKENTHAL 1939d: 212) lijkt me op weinig gegevens gebaseerd, en wordt daarenboven embryografisch tegengesproken door de sterk verschillende embryotypes van beide genera.



## 12.5. Cyathochaeta Nees

---

### 1. Taxonomie

Type: Cyathochaeta diandra Nees

Door FARR c.s. (1979: 466) wordt deze naam als nom. superfl. voor Cyathocoma Nees beschouwd. Het argument hiervoor is wellicht de referentie van NEES (1846: 86) zelf naar de vroegere beschrijving van Cyathocoma. Het lijkt me echter zeer duidelijk een geval van verstrooidheid of onnauwkeurigheid: vooreerst zijn de soorten, beschreven onder deze twee genera uit resp. Australië en Zuid-Afrika, zeker niet verward geraakt, en verder vermeldt NEES (1846: 86) letterlijk: "Habitus Cyathocoma N. ab E.", wat ondubbelzinnig aantoonst dat hij beide genera gescheiden houdt.

Dit genus wordt gevormd door enkele soorten met 2-tallige bloemetjes, die reeds lang in Carpha beschreven waren door BROWN (1810: 230-231), hoewel deze auteur daar zelf reeds had gesuggereerd dat een eigen genus voor die drie soorten misschien een betere oplossing kon zijn: "reliquae dubiae, forsan proprii generis". Later kwamen ze ook nog in Rhynchospora en Chaetospira terecht.

Tetralepis Steud. is een recenter monotypisch genus waarvan T. australis Steud. als synonym wordt beschouwd van C. avenacea (R.Br.) Benth.

Opnieuw is de rhynchosporoïde affiniteit nooit in twijfel getrokken, ook over de meer preciese plaats is zelden gediscussieerd, bijna alle auteurs stellen dit genus bij Rhynchospora. Slechts KOYAMA (1961: 73-74) ziet meer gelijkenissen met Gymnoschoenus en zijn Cladiinae, omdat hij de reductietoestand van de bloemetjes in het aartje als kenmerk belangrijker acht dan het aantal karpellen die het vruchtje opbouwen.

Een goede opmerking hierbij is wat BENTHAM (1878: 351) schrijft: "...though technically allied to Carpha and Mesomelanea it is widely different in habit", waarmee het probleem is geschetst; men beschikt over een aantal blijkbaar niet gekorreleerde kenmerken, welke is te kiezen om de affiniteiten van i.c. Cyathochaeta te bepalen?

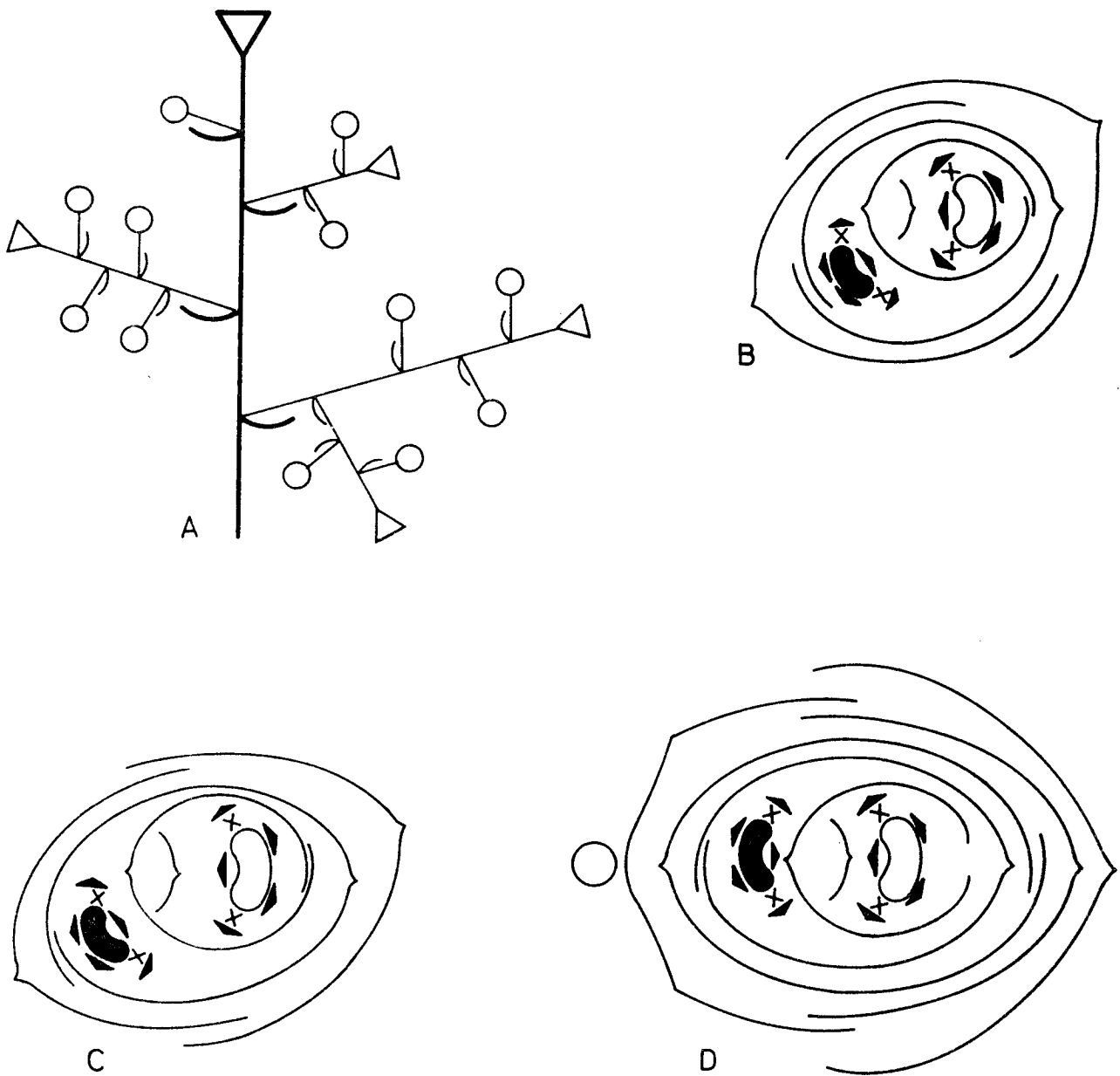


FIG. 8.12.12

*Cyathochaeta diandra* (R.Br.) Nees: -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: terminaal aartje, bovenzicht. (A: Camfield s.n., BR; B: Kneucker, Cyp. Exsicc. 4-107, L).

*C. avenacea* Benth. -C: terminaal aartje, bovenzicht. (C: Morrison s.n., L).

*C. clandestina* (R.Br.) Benth. -D: lateraal aartje, bovenzicht. (D: Royce 2971, PERTH).



## 2. Gegevens per soort

1) Cyathochaeta avenacea (R.Br.) Benth.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.12)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae hebben een gesloten bladschede, profyllen zijn onduidelijk.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP; ook hier bezitten de bracteae een gesloten bladschede en zijn de profyllen onduidelijk.
- Het aartje is opgebouwd uit 4 goed ontwikkelde, (sub)distiche glumae; een kleine gluma 5 is soms aanwezig tussen de hoogste gluma en de dorsale zijde van het vruchtje; gluma 2 en 3 dragen resp. een (wellicht) functioneel m en een 2sl bloemetje, telkens door de hogere gluma omhuld.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2+3 glumellae (basaal min of meer geveerd, aan de top gestekeld), en 2+0 laterale meeldraden, verder een dimeer, dorsiventraal afgeplat gynoecium, dat uiteindelijk adaxiaal gekromd groeit; rijpe vruchtjes heb ik zelf niet gezien, maar BENTHAM (1878: 350) vermeldt een dikke gynofoor, en de verdikte stijlbasis zou lang op het vruchtje blijven, maar mogelijks op de duur toch afvallen; volgens WILSON (1983b: 365) is de stijlbasis noch gedifferentieerd, noch verdikt, noch blijvend.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- A. Morrison s.n., 1900, Australië (P)
- A. Morrison s.n., 1905, ibid. (L)

2) Cyathochaeta clandestina (R.Br.) Benth.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.12)

- Slechts een heel klein stukje van een jong bloemgestel kon worden bestudeerd; dit bestond uit een hoofdas met een (toevallig?) gereduceerd topaartje en daaronder twee laterale aartje, elk in de oksel van een bractea met een gesloten bladschede en aan de voet omgeven door een duidelijk ontwikkeld profyl.
- Het aartje is opgebouwd zoals bij C. avenacea, maar de bloemetjesstructuur kon niet goed worden waargenomen.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- R.D. Royce 2971, Australië (PERTH)

3) Cyathochaeta diandra (R.Br.) Nees

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.12)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae hebben een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken wellicht volgens een gemengd PVP-NVP, maar de profyllen zijn slechts onduidelijk profylloid ontwikkeld en hun ligging lijkt ook niet helemaal te kloppen; door gebrek aan materiaal kon niet dieper op dit probleem worden ingegaan.
- Het aartje is zoals bij C. avenacea.
- Het functioneel m bloemetje heeft slechts 1+3 glumellae, anders is alles ook hier zoals bij C. avenacea.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 265-266).
- PFEIFFER (1927a: 130, fig. 141).
- METCALFE (1971: 187-189, fig. 27).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- S.T. Blake 7486, Australië (K)
- J.H. Camfield s.n., 1896, *ibid.* (BR)
- A.Kneucker, Cyp. exsicc. 107, *ibid.* (L)

### 3. Aanvullende gegevens

A. Bloemgestel:

- De glumae zouden spiralig liggen volgens de meeste auteurs (BENTHAM 1878: 350; KÜKENTHAL 1952: 488; HOOPER 1973: 865), hoewel de figuren in BENTHAM (1881d: fig. 1) en CLARKE (1909: t. 75, fig. 1, 2, 6) aartjes tonen met eerder distich geplaatste glumae. Uit eigen waarnemingen blijkt dat de ligging ervan eigenlijk wat variabel is, waarschijnlijk mede veroorzaakt door het niet afgeplat zijn van de aartjes.
- De onderste twee glumae worden ook altijd als "leeg" beschreven (BENTHAM 1878: 350 & 1881d: 331; CLARKE 1909: t. 75, fig. 6; KÜKENTHAL 1952: 489), een foutieve interpretatie, zoals reeds vaak aangetoond, door de omhulling van de bloemetjes door de hogere gluma.
- CLARKE (1909: tab. 75, fig. 6) geeft een diagram van het aartje, dat helemaal fout is gekonstrueerd: de vruchtjes staan verkeerd gekromd, en ze liggen in de oksel van de verkeerde glumae.
- Het aantal glumellae en meeldraden blijkt te variëren, wat reeds BENTHAM (1878: 352) heeft aangetoond bij C. diandra.

B. Embryo: —

C. Vegetatieve anatomie:

- Een merkwaardige waarneming moet hier zeker worden vermeld, nl. het voorkomen van pseudodorsiventrale bladeren (METCALFE 1971: 187), een kenmerk dat dit genus deelt met nog enkele andere rhynchosporoïde genera, nl. Mesomelaena, Ptilanthelium en misschien ook Cladium, hoewel het daar waarschijnlijk anders is te verklaren dan hier (zie de Aanvullingen onder deze genera!).
- Ook de axiaal gestrekte en iets moniliform ingesnoerde chlorenchymcellen (PFEIFFER l.c.; METCALFE l.c.) lijken vermeldenswaard, omdat dit zeldzaam kenmerk zou kunnen wijzen naar een affiniteit met Gahnia en Evandra, waar deze soorten met hun naaldvormig uitlopende glumae wel iets op lijken. Konvergentie mag evenwel niet worden uitgesloten.

#### 4. Bespreking

Voor dit genus is het bepalen van haar preciese plaats in de Schoeneae nu nog een gewaagde zaak. Ze vertoont gelijkenissen met tal van schoenoïde genera, maar telkens gebaseerd op 1 of enkele kenmerken, dus weinig overtuigend. Misschien stelt ze een vroege zijtak voor op de Schoenus-lijn; de nog ontbrekende embryografische gegevens kunnen eventueel een meer verantwoorde plaatsing toelaten, hoewel de beperkte bruikbaarheid ervan om affiniteiten binnen de schoenoïden aan te duiden reeds evident is...

Door de merkwaardige combinatie van bladeren met een ligula, bloemetjes met goed ontwikkelde en zelfs basaal geveerde glumellae, de dimerie van het androecium en gynoecium en de kromming van de vruchtjes, is Cyathochaeta goed gekarakteriseerd en zijn er weinig genera die hiermee kunnen worden verward.

## 12.6. Oreobolus R.Br.

---

### 1. Taxonomie

Type: Oreobolus pumilio R.Br.

Sinds de oprichting van Oreobolus door BROWN (1810: 235-236), waar het genus korrekst beschreven en geplaatst werd, zijn er heel wat minder preciese interpretaties en allokaties de botanische wereld ingestuurd. Een overzicht van de diverse posities die Oreobolus zijn "opgelegd", vindt men bij PFEIFFER (1927b: 340-342) en KÜKENTHAL (1940a: 64).

Herhaaldelijk hebben auteurs zich laten misleiden door het goed ontwikkelde perianth, en zagen in dit genus een overgangsvorm tussen de Juncaceae en de Cyperaceae (o.a. BAILLON 1894: 348; HUTCHINSON 1959: 33; TAKHTAJAN 1959: 272). De perianthdelen van soorten uit beide families zijn inderdaad wel homoloog, maar dat betekent nog geen nauwe relatie tussen de Juncaceae en Oreobolus, zeker als men rekening houdt met enige andere kenmerken, zoals de bloemgestelbouw, de anatomie, de embryografie, ... waaruit blijkt dat Oreobolus duidelijk cyperoïd van natuur is, en meer nauwkeurig zelfs met zekerheid tot de Schoeneae moet worden gerekend.

Het relatief goed ontwikkeld bloemetje met de opvallende glumellae, in een aartje met slechts enkele glumae, werd vaak als terminaal beschouwd (PAX 1886: 290, 296, t. 2, fig. 1; BAILLON 1894: 348-349; PFEIFFER 1927b: 340; KÜKENTHAL 1940a: 60; HOLTTUM 1948: 535), of als eerste eindbloem van een waaier, zoals sommige of alle Cyperaceae-aartjes soms worden beschouwd (SCHULTZE-MOTEL 1959a: 131; MORA 1960: 321, 323; KUBITZKI 1966: 81-82). Verschillende auteurs hebben evenwel gewezen op het voorkomen van een kleine astop, tussen de laatste gluma en de dorsale zijde van het vruchtje, en dat begint reeds bij BROWN (1810: 236) zelf: "cum squamâ interiore unica v. nullâ", verder nog bij CLARKE (1909: t. 102, fig. 5), KUBITZKI (1966: 82, fig. 1) en KERN (1974: 683).

Tenslotte moet nog even worden vermeld dat KÜKENTHAL (1940a: 65) voor O. ambiguus Kük. & van Steenis een eigen sectio heeft opgericht, maar KERN (1974: 683) wijst erop dat KÜKENTHAL de verschillen met de andere soorten heeft overdreven, ten dele zelfs steunend op foutieve waarnemingen, en bijgevolg ziet hij geen reden om voor die ene soort een tweede sectio in stand te houden.

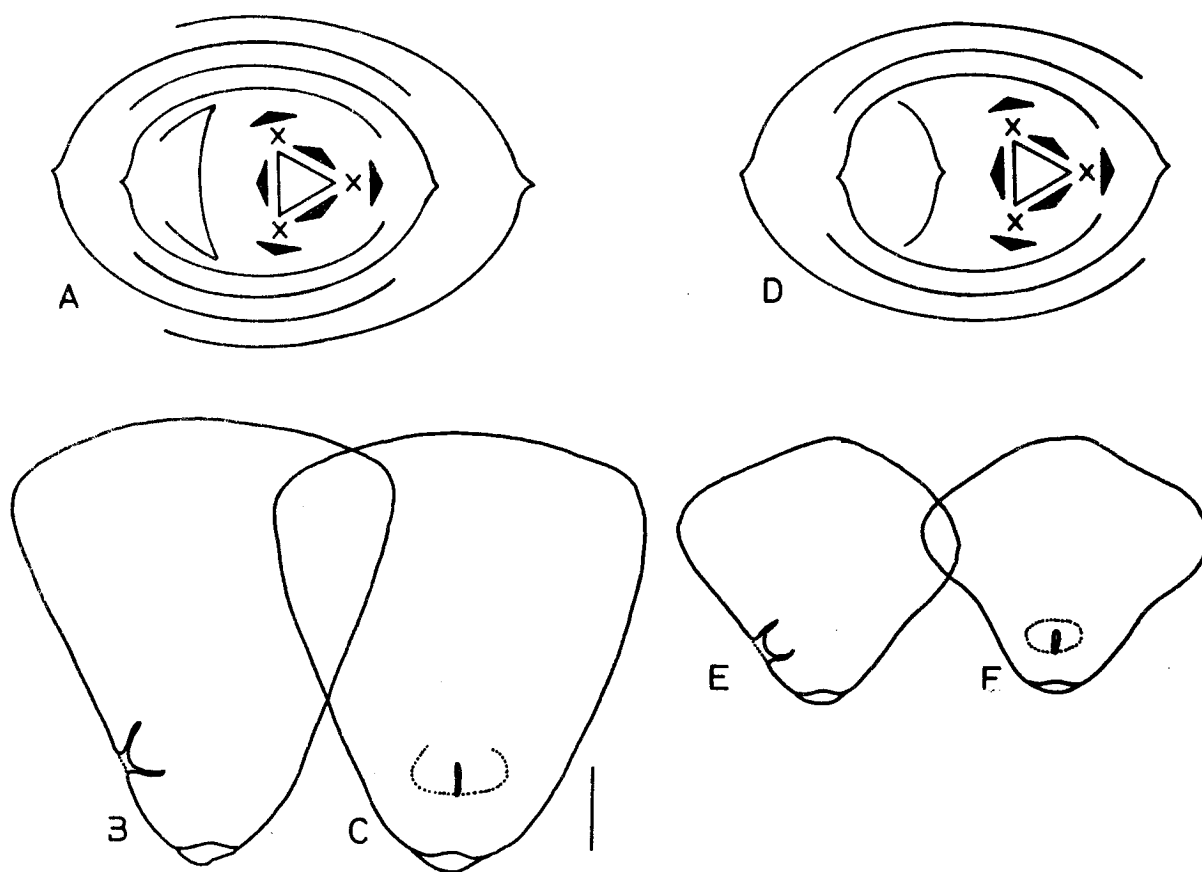


FIG. 8.12.13

*Oreobolus ambiguus* Kük. & van Steenis —A: terminaal aartje, bovenzicht. —B: embryo, sagittaal. —C: id., frontaal. (A: Sleumer & Kirk 4319, L; B-C: naar VERBELEN 1969: fig. 22).

*O. pumilio* R.Br. —D: terminaal aartje, bovenzicht. —E: embryo, sagittaal. —F: id., frontaal. (D: Sleumer & Kirk 4326, L; E-F: naar VERBELEN 1969: fig. 19).

## 2. Gegevens per soort

1) Oreobolus ambiguus Kük. & van Steenis

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.13)(\*A)

- De stengels groeien sympodiaal, de terminaal gevormde aartjes worden opzij gedrukt door de zijstengel die in de oksel van het blad onder het aartje ontspringt.
- Het bloemgestel bestaat uit 1 enkel aartje (tussen de aartjes bevinden zich dan enkele vegetatieve bladeren), of soms is een dichte aar met enkele aartjes ontwikkeld.
- Het aartje is opgebouwd uit 3-4(-5) goed ontwikkelde distiche glumae, waarvan de voorlaatste een 2sl bloemetje axilleert, de laatste omhult dit bloemetje bijna helemaal; tussen deze laatste gluma en de dorsale zijde van het vruchtje wordt bijna altijd een kleine rachillatop met een (zeer) rudimentair ontwikkelde gluma aangetroffen; de glumae lossen zuiver van de rachilla, die zo haar korte internodia duidelijk toont.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 goed ontwikkelde, op de rachilla blijvende glumellae, waarvan de buitenste elk een meeldraad axilleren, en centraal een trimeer gynoecium; de stijlbasis is verdikt, ijl en kort behaard, blijvend op het vruchtbeginzel.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: (VERBELEN 1970: 163, fig. 10) (FIG. 8.12.13)

- De omtrek is ongeveer omgekeerd driehoekig, met een wat afgeronde top.
- Sagittaal: - b1 is matig tot goed ontwikkeld, lateraal;  
- wk is goed ontwikkeld, basaal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, lateraal, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, matig tot goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KÜKENTHAL (1936b: 49, fig. 1C).
- KERN (1974: 686: fig. 86C).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- P. Goetghebeur & E. Coppejans 3613, Nieuw-Guinea (GENT)
- P. Goetghebeur & E. Coppejans 3628, ibid. (GENT)
- Sleumer & Kirk 4319, Nieuw-Guinea (L)
- P. Stevens & M. Coode LAE 51395, Papua (L)

2) Oreobolus pumilio R.Br.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.13)

- Zoals bij O. ambiguus, maar de aartjes bezitten slechts 3 goed ontwikkelde glumae; de stijlbasis is niet of weinig verdikt en afvallend.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: (VERBELEN 1970: 163, fig. 11) (FIG. 8.12.13)

- De omtrek is breed obtrullaat, met licht ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is matig tot goed ontwikkeld, lateraal;  
- wk is goed ontwikkeld, basaal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, lateraal, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, matig tot goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 238-241).
- PFEIFFER (1927a: 148).
- METCALFE (1971: 396-403, fig. 55 A,B,E).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Sleumer & Kirk 4326, Nieuw-Guinea (L)



## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- PFEIFFER (1927b: 341) beschrijft van O. furcatus H. Mann aartjes met 2 bloemetjes. KÜKENTHAL (1940a: 60) heeft daarom aan deze soort bijzondere aandacht geschonken, maar kon die waarneming niet bevestigen.
- PFEIFFER (1927b: 341) en KÜKENTHAL (1940a: 61) zetten de mediane meeldraad voor een glumella van de buitenste krans, en de twee laterale meeldraden elk voor een glumella van de binnenste krans. Volgens KERN (1974: 682) hebben ze zich gebaseerd op een suggestieve en eveneens foutieve figuur in CLARKE (1909: t. 102, fig. 5), wat voor PFEIFFER (l.c.) wellicht opgaat: in zijn fig. 10 (l.c.: t. 38) neemt hij het Oreobolus-diagram uit CLARKE (l.c.) gewoon over zonder enige kritische noot... KUBITZKI (1966: 83) meent dat deze auteurs de ligging van de antherae hebben afgebeeld en niet de aanhechtingsplaats van de filamenta.
- Er is reeds gewezen op de foutieve mening van verschillende auteurs die het ene bloemetje als terminaal beschrijven; maar ook anderen, die het korrekt als lateraal beschouwen, zien niet helemaal klaar, vermits zij vaak de hoogste, goed ontwikkelde gluma als axillerend kafje aanduiden (BENTHAM 1883: 1057-1058; EDGAR 1970: 197; HOOPER 1973: 863; KERN 1974: 683, onduidelijk). Slechts KUBITZKI (1966: 82, fig. 1) heeft de situatie korrekt en ondubbelzinnig getekend, maar helaas houdt hij het bij de interpretatie van het aartje als een waaier en ziet hij het ene bloemetje als het terminale van de eerste waaieras.
- KÜKENTHAL (1940a: 61) beschrijft het perianth van O. ambiguus als afvallend, terzelfdertijd met het vruchtje. KERN (1974: 683) echter heeft bij diezelfde soort steeds een blijvend perianth waargenomen, wat ik zelf alleen maar kan bevestigen.
- Eveneens bij O. ambiguus blijft de verdikte en licht behaarde stijlbasis op het vruchtje vastzitten, waardoor deze soort van alle andere wordt onderscheiden. Niettemin is recent O. oxycarpus Blake beschreven, waarvan het vruchtje ook een konische top bezit, maar tekst en figuur (BLAKE 1969: 40-41, fig. 2P) laten niet duidelijk uitmaken of het om de stijlbasis dan wel om de werkelijke top van het vruchtje gaat.

- Tenslotte wil ik nog even wijzen op een probleem bij de interpretatie van de morfologische waarde van de kafjes die het aartje opbouwen. Bij O. ambiguus worden steeds aartjes met 3 glumae vermeld (KÜKENTHAL 1936b: 48 & 1940a: 72; KERN 1974: 688). Zelf heb ik aartjes met 4 of 5 goed ontwikkelde glumae waargenomen. Dat verschil kan wellicht worden verklaard doordat in dit laatste geval de laagste gluma(e) als bractea(e) van niet ontwikkeld(e) aartje(s) moet(en) worden beschouwd. En dit is heel waarschijnlijk om twee redens:
  - 1) in die gevallen was het bloemgestel beperkt tot één aartje, en
  - 2) die laagste "gluma" was van de andere glumae verwijderd door een veel langer internodium dan de internodia tussen de hogere glumae onderling (CLARKE 1909: t. 102, fig. 2).
 Reeds BENTHAM (1883: 1057) had op deze interpretatieproblemen gewezen.

#### B. Embryo:

- VERBELEN (1969: 26, fig. 20-21) heeft de embryo's van nog twee andere soorten, O. furcatus H. Mann en O. obtusangulus Gaud. kunnen bestuderen, en deze lijken zeer sterk op het embryo beschreven onder O. ambiguus.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- De bijzondere vorm en ligging van de silica-lichaampjes maken van dit genus, zeker anatomisch, een opvallende verschijning. De stomata zijn buitengewoon talrijk en zeer gelokaliseerd aanwezig en hun omringende cellen zijn ongewoon van vorm. Verder zijn de -talrijke- gestrekte cellen duidelijk korter dan meestal het geval is bij Cyperaceae (METCALFE 1971: 401).
- METCALFE (1971: 82, 350) vermeldt zeker op deze twee plaatsen dat Oreobolus een chlorocyperoïde anatomie zou bezitten (met de parenchymateuze "inner sheath" en de fibreuze "outer sheath"). Onder Oreobolus zelf (o.c.: 397) wordt net de omgekeerde situatie beschreven, zoals bij de andere auteurs. Blijkbaar gaat het hier om een nogal evidente lapsus die zich aan het manifesteren is.

## 4. Bespreking

Uit de structuur van de aartjes, de bouw van de bloemetjes, de anatomie, het embryotype, volgt door het combineren van al deze gegevens dat Oreobolus zonder twijfel in de Schoeneae thuishoort.

De nauwste verwant, die volgens KÜKENTHAL (1940a: 61) Schoenus zou zijn, is m.i. moeilijk te bepalen. Oreobolus verenigt in zich nl. een groot aantal hoog-evolutieve trekken, waardoor dit genus zich relatief ver van de andere Schoeneae heeft verwijderd: nl. de meestal distiche plaatsing van de bladeren, het sterk gereduceerd bloemgestel, het sterk gereduceerd aartje, de op de rachilla blijvende perianthdelen, de mikrotherme oekologie, en misschien zelfs de sterke ontwikkeling van de glumellae (wat helemaal niet zeker een primitief kenmerk hoeft te zijn) moeten of kunnen als dusdanig worden beschouwd. Het gaat dus zeker niet op om Oreobolus als "gewissermasse die urtümlichste Gattung" (PFEIFFER 1927b: 340), "eine altertümliche... Typus" (KUBITZKI 1966: 85), "a genus in which primitive characters have been retained" (METCALFE 1969: 789), of "a very primitive type of the family" (HUTCHINSON 1973: 861) te beschrijven.

Niettemin blijft Schoenus de meest waarschijnlijke kandidaat voor de titel van nauwste verwant, gezien de aanwezigheid van enkele overgangsoorten in beide genera. Vooreerst is er de reeds behandelde O. ambiguus met zijn fijne, ruwe, eerder draadvormige glumellae en iets verdikte, blijvende stijlbasis, die ook bij Schoenus wordt aangetroffen, hoewel zelden, want meestal is ze afvallend net zoals bij de meeste andere Oreobolus-soorten. Bij O. venezuelensis Steyermark blijkt zelfs een min of meer paniculaat bloemgestel met 5 aartjes aanwezig, en ook O. ecuadorensis Koyama heeft een kleine, blijvende stijlbasis (KOYAMA 1984: 415-418). Ook O. kükenhalii van Steenis en O. oligocephalus W.M. Curtis kunnen een samengetrokken pluim met tot 8 kortgesteelde aartjes vormen; bij deze laatste soort en minder duidelijk bij O. pumilio R.Br. staan de bladeren niet distich (CURTIS 1984: 301-302). Ook in Schoenus zijn enige soorten beschreven die verbazend veel op Oreobolus leken en ook gemengd met diverse Oreobolus-soorten groeiden (BLAKE 1969: 39-42), waardoor deze gelijkenis misschien eerder als een konvergentie moet worden verklaard.

Tabel 8.12.2 : Een vergelijking van Carpha s.l. en Trianoptiles

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Carpha</u> s.s.</b>	<b><u>Oreograstis</u></b>	<b><u>Asterochaete</u></b>	<b><u>Trianoptiles</u></b>
<i>Doorlevend</i>	+	+	+	-
<i>Laminatop</i>	afgeknot	spits	spits	spits
<i>Basiskarpie</i>	-	-	-	+
<i>Hoogste rachilla- internodium verlengd</i>	-	-	-	+
<i>Glumae</i>				
- <i>aantal</i>	4 - 5	3 - 4	4 - 6	4
- <i>zuiver scheurvlak</i>	-	-	-	+
<i>Aantal bloemetjes</i>	1	1 - 2	1 - 2	2
<i>Aantal vruchtjes</i>	1	1	1 - 2	2
<i>Bloemetje fertiel</i>				
- <i>laagste</i>	+	+	+ / -	+
- <i>hoogste</i>	-	-	- / +	+
<i>Buitenste glumellae</i>				
- <i>aantal</i>	3	3	3	0 (3)
- <i>rand</i>	geveerd	gestekeld	glad of gestekeld	(heel klein)
<i>Binnenste glumellae</i>				
- <i>aantal</i>	3	3	3	3
- <i>rand</i>	geveerd	gestekeld	gestekeld	geveerd / gestekeld
- <i>top</i>	lijnvormig	lijnvormig	lijnvormig	breed, 3-tandig
<i>Verhouding bu/bi</i>	≈	>	≈	«
<i>Stijlbasis</i>				
- <i>beharig</i>	glad - iets ruw	glad	glad	dicht en ruw
- <i>lengte / vrucht</i>	≈	<	«	<
<i>Embryo b2</i>	-	-	-	+
<i>Areool</i>	SE.Az., Austr., S.Andes	E.Afr. gebergie	Z-Afr., E.Afr. gebergie	Z-Afr.

## 12.7. Carpha Banks et Sol. ex R.Br.

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: Carpha alpina R.Br. (BENTHAM 1878: 379-381).

Van de oorspronkelijke vijf soorten waren er drie met twijfels opgenomen in dit genus (BROWN 1810: 230) en vormen nu Cyathochaeta Nees, waardoor ze niet in aanmerking kunnen komen als mogelijk lectotype. De overblijvende soorten werden pas door BENTHAM (1878: 379-381) uiteengehaald: C. alpina bleef als enige soort in Carpha, C. deusta R.Br. kwam in Mesomelaena terecht als M. deusta (R.Br.) Benth., en meteen is Carpha dus impliciet gelectotypifieerd, op een zeker aanvaardbare wijze.

Het heeft geduurd tot twee werken van BENTHAM (1878: 381 & 1883: 1061) zijn verschenen, eer wat klaarheid is gekomen rond Carpha, dat heel die tijd lang een heterogene smeltkroes van diverse elementen was: behalve uit de twee reeds vermelde genera, zijn ook planten die nu als Costularia-, Tetraria-, Tri-costularia- of Schoenus-soorten worden beschouwd, ooit in Carpha opgenomen. BENTHAM (l.c.) heeft echter dit genus danig uitgezuiverd en tot C. alpina s.l. beperkt.

De monograaf KÜKENTHAL (1939c & 1939d) volgde deze minimalistische opvatting niet, en nam in Carpha enkele oorspronkelijk monotypische genera op, nl. Asterochaete Nees, Trianoptiles Fenzl en Oreograstis K. Schum. Uit onze studie is gebleken dat Asterochaete en Oreograstis inderdaad weinig verschillen van Carpha s.s., maar dat geldt niet voor Trianoptiles dat in enkele duidelijk gekorreleerde kenmerken afwijkt van Carpha, en dus hier afzonderlijk wordt behandeld, evenwel in de onmiddellijke nabijheid van Carpha.

In tabel 8.12.2 worden de beschikbare gegevens met elkaar vergeleken, en daaruit komt naar voor dat wat hierboven wordt beweerd, op goede gronden berust: Asterochaete en Oreograstis verschillen van Carpha slechts in de vorm van de bladtop en het perianth, terwijl Trianoptiles daarnaast nog afwijkt door de basiskarpie, de eenjarigheid, het gestrekte hoogste rachilla-internodium, de afvallende glumae, de twee steeds fertiele bloemetjes, en de hogere ontwikkelingsgraad van het embryo.

In de nu volgende bespreking worden drie soorten in detail behandeld: C. alpina, typesoort van Carpha, C. angustissima, een zeer dichte verwant van C. eminii, typesoort van Oreograstis, en C. glomerata, typesoort van Asterochaete.

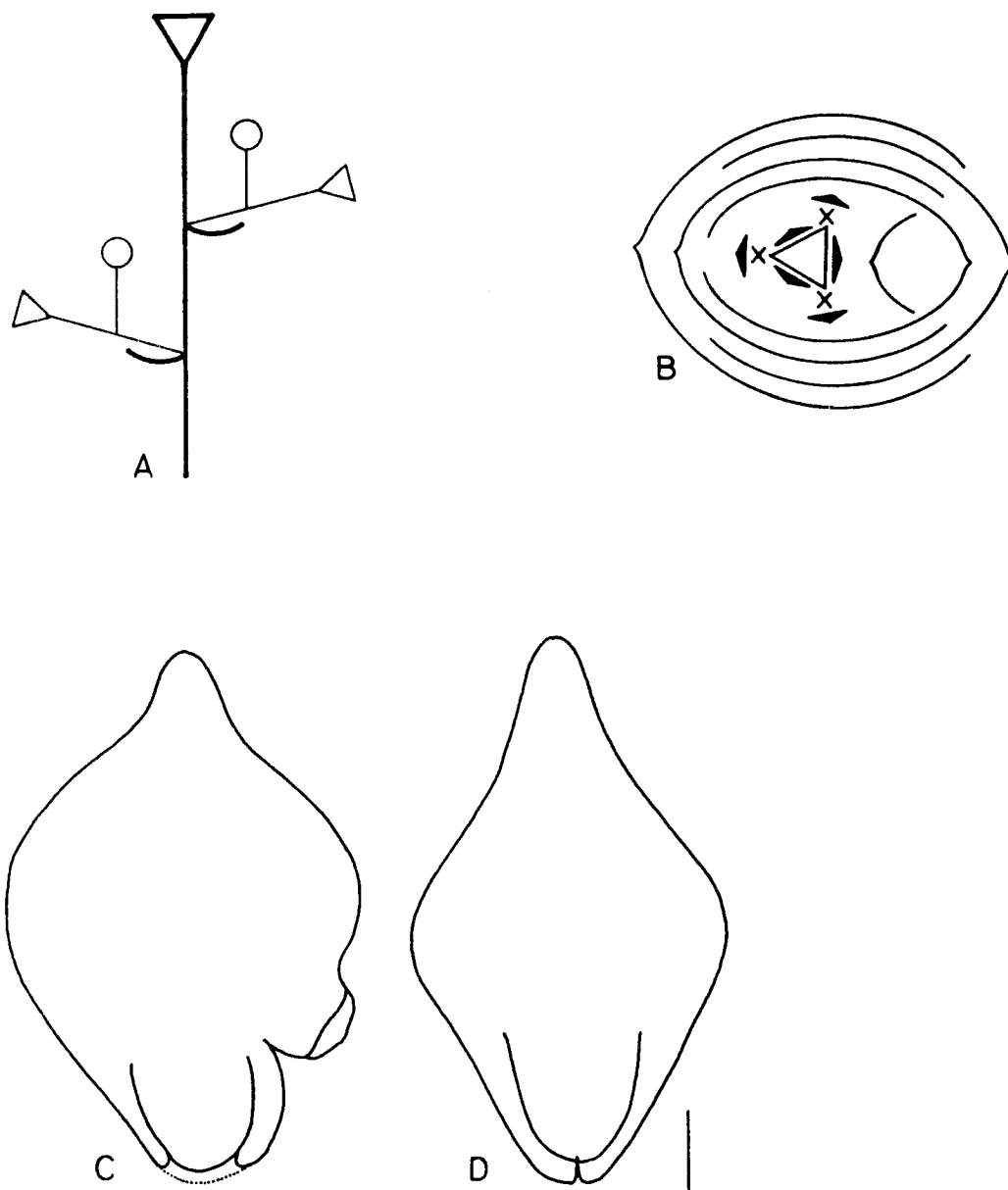


FIG. 8.12.14

*Carpha alpina* R.Br. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: aartje, bovenzicht. —  
 C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (A-B: Schodde 1827, WAG; C-D: naar  
 VERBELEN 1969: fig. 25).

## 2. Gegevens per soort

1) Carpha alpina R.Br.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.14)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae hebben een gesloten bladschede, profyllen zijn niet aanwezig.
- De zijassen vertakken volgens een dicht, gemengd PVP-NVP; ook hier ontbreken profyllen totaal.
- Het aartje is opgebouwd uit 4-5 goed ontwikkelde, distiche glumae; de grootste gluma 3, of 4, axilleert een 2sl bloemetje dat door de hogere gluma wordt omhuld; tussen de hoogste gluma en de dorsale zijde van het vruchtje is meestal een gereduceerde gluma 5, of 6, aanwezig; de rachilla-internodia zijn alle kort.
- Een bloemetje bestaat uit 3+3 glumellae, over de gehele lengte geveerd, en 3+0 meeldraden (met zwavelgroene antherae!); verder is er een trimeer gynoecium, met een weinig verdikte, gladde, blijvende stijlbasis die opvallend slank-cylindrisch is gebleven.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VERBELEN 1969: 30, fig. 25 & 1970: 163, fig. 12)  
(FIG. 8.12.14)

- In bovenzicht is de omtrek zowat driekantig, ruimtelijk gezien is dit embryo min of meer tetrahedrisch.
- Sagittaal: - de omtrek is breed obovaal, maar met een papilvormig kotyl;
  - b1 is zeer goed ontwikkeld, basaal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, lateraal op een dikke, steelvormige uitgroeiing, door een insnoering van het koleoptiel gescheiden.
- Frontaal: - de omtrek is meer rhombisch, met ingebogen kotylflanken;
  - ks is spleetvormig, basaal waarneembaar, dwars op b1.

Besluit: Carpha-type, goed gedifferentieerd.

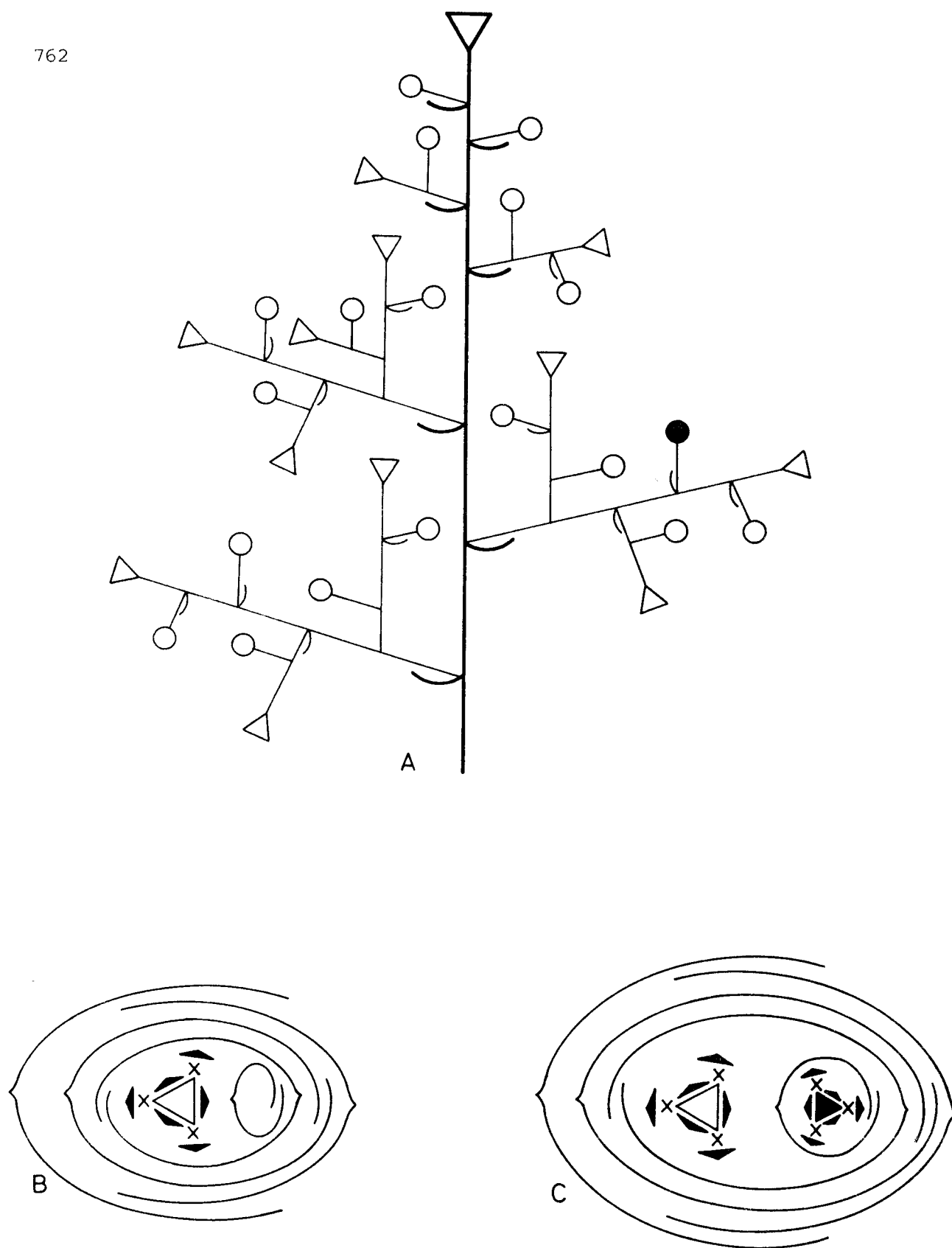


FIG. 8.12.15

*Carpha angustissima* Cherm. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B-C: terminale aar-  
tjes, bovenzicht. (A-C: Van der Veken 10449, GENT).



## C. Vegetatieve anatomie:

- RIKLI (1895: 567).
- PFEIFFER (1927a: 132-133).
- METCALFE (1971: 149-150, fig. 16).

Besluit: eucyperoïde anatomie (zie Aanvullingen!).

## D. Bestudeerd materiaal:

- L.J. Brass & E. Meijer-Drees 9925, Nieuw-Guinea (K)
- N.T. Burbidge 3401, Tasmanië (K)
- P. Goetghebeur & E. Coppejans 3541, Nieuw-Guinea (GENT)
- R. Schodde 1827, Papua (WAG)

2) Carpha angustissima Cherm.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.15)(\*A)

- Zoals bij C. alpina, maar de zijassen zijn vrij open vertakt.
- Het aartje is opgebouwd uit 4 (of 3) goed ontwikkelde, distiche glumae, waarvan de grootste glumae 3 en 4 (of 2 en 3) resp. een (meestal) 2sl en een (meestal) functioneel m bloemetje axilleren, telkens omhuld door de hogere gluma; tussen de bovenste gluma en de dorsale zijde van het vruchtje is nog een gereduceerde gluma aanwezig; aan de basis van het aartje is vaak een leeg kafje waarneembaar, dat hier als een lege bractea wordt beschouwd, omdat deze stengelomvattend is met een gesloten bladschede.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit dezelfde onderdelen als bij C. alpina, maar de glumellae zijn eerder zoals bij C. glomerata.

Besluit: Rhynchospora-type.

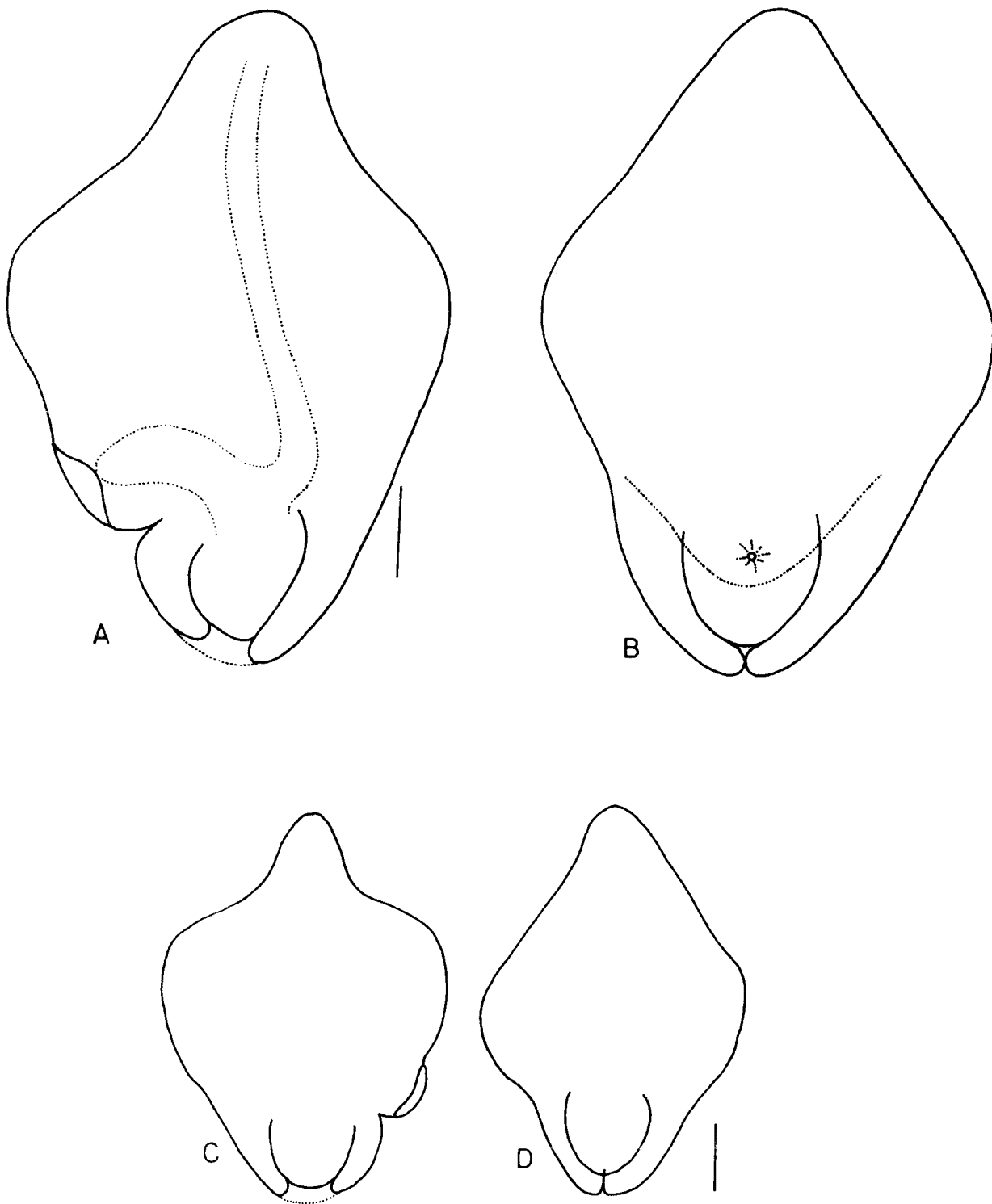


FIG. 8.12.16

*Carpha angustissima* Cherm. -A: embryo, sagittaal. -B: id., frontaal. (A-B: Van der Veken 8882, GENT).

*C. glomerata* (Thunb.) Nees -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (C-D: naar VERBELEN 1969: fig. 26).

## B. Embryo: (FIG. 8.12.16)

- Zoals bij C. alpina.

Besluit: Carpha-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 132-133).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- R. Christiaensen 1642, Rwanda (GENT)
- Purseglove 2199, Uganda (K)
- P. Van der Veken 8882, Zaïre (GENT)
- P. Van der Veken 10449, Rwanda (GENT)

3) Carpha glomerata (Thunb.) Nees

## A. Bloemgestel: (\*A)

- Zoals bij C. alpina, maar veel rijker vertakt, en de laterale deelbloemgestellen zeer dicht hoofdjesachtig.
- Een aartje is opgebouwd uit 6 goed ontwikkelde, distiche glumae; de grootste gluma 5 axilleert een 2sl bloemetje, dat door gluma 6 wordt omhuld; een supplementaire, kleine gluma 7 is niet waargenomen.
- De buitenste 3 glumellae zijn langer dan de binnenste 3, alle zijn ze met korte, opwaarts gerichte stekeltjes bezet; de stijlbasis is veel korter dan bij C. alpina.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VERBELEN 1969: 30, fig. 26) (FIG. 8.12.16)

- Zoals bij C. alpina.

Besluit: Carpha-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 251-252, sub Asterochaete).
- PFEIFFER (1927a: 132-133).
- METCALFE (1971: 83-85, fig. 12, sub Asterochaete).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- T. Arnold 1065, Zuid-Afrika (PRE)
- C. Boucher 4091, *ibid.* (PRE)
- C.K. Brain 9885, *ibid.* (PRE)
- Bruce 742, Tanzanië (K)
- S. Garside 1698, Zuid-Afrika (K)
- M.H. Giffen 509, *ibid.* (PRE)
- R. Schlechter 10010, *ibid.* (GENT)
- R.G. Strey 7738, *ibid.* (PRE)

### 3. Aanvullende gegevens

A. Bloemgestel:

- Het aantal fertiele bloemetjes per aartje is binnen het genus variabel: sommige soorten hebben altijd slechts 1 vrucht per aartje (C. alpina, C. angustissima), de meeste echter 1 of 2, uitzonderlijk zelfs 3; ook de geslachtsverdeling kan variëren: soms is het onderste fertiel, soms het bovenste, dit kenmerk lijkt evenwel soortsgewoon (KÜKENTHAL 1939c: 101).

- Over Carpha (i.c. C. eminii) schrijft CLARKE (1902: 483): "This genus differs from Schoenus only by the lowest nut-bearing glume having the next glume close over it, not separated by an elongate curved joint of the rachilla as is the case in Schoenus". Zoals wordt aangetoond bij Trianoptiles, gaat dit op voor Carpha, maar in de zin die hier wordt aangehouden!
- CLARKE (1902: 483) en SCHÖNLAND (1922: 55-56, pl. 60,1) hebben het ook over de variabiliteit in de beharing van de blijvende stijlbasis bij C. alpina, een kenmerk dat min of meer geografisch lijkt te variëren.

#### B. Embryo:

- VERBELEN (1969: 30-31, fig. 27-29) heeft nog twee andere Carpha-taxa embryografisch bestudeerd, en ook die blijken het opvallende Carpha-type te bezitten, al is dan bij C. capitellata (Nees) Böck. var. capitellata de uitgroeiing van de wk duidelijker dan bij de var. bracteosa (Clarke) Kük. van dezelfde soort, waar slechts een aanduiding daarvan in de asymmetrische sagittale omtrek waarneembaar is.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- Voor C. alpina beschreef METCALFE (1971: 149) 3 scheden rond de vaatbundels in het blad, zoals die bij chlorocyperoïde planten voorkomen. Van de binnenste, tevens differentiërende schede zegt hij evenwel: "innermost layer inconspicuous", en verder is ook het chlorenchym helemaal niet radiaal gestructureerd, vandaar dat ik zeer grote twijfels heb bij deze waarneming, die zeker moet worden herhaald.

## 4. Bespreking

Opnieuw valt de rhynchosporoïde natuur niet te betwisten, door de zeer typische aartjes- en bloemkenmerken (omhulling van het bloemetje door de hogere gluma, 1-2 bloemetjes per aartje, geslachtsdifferentiatie tussen de bloemetjes,...). Meer problematisch -klassiek in deze tribus- zijn de onduidelijke affiniteiten met de andere genera, behalve de nauwe verwant Trianoptiles. De monograaf KÜKENTHAL (1939c: 104) vergeleek dit genus met Costularia en Schoenus, zonder duidelijk te stellen dat deze genera echt nauw verwant zijn. Daarentegen is LEVYNS (1947c: 81) veel explicieter: "a genus which approaches Macrochaetium closely is Asterochaete", wegens de sterk gelijkende aartjes, hoewel de verschillen niet worden ontkend (hier: glumae distich, glumellae veel beter ontwikkeld, meeldraden slechts 3). Zelf zou ik eerder Tetraria kiezen als verwante, hoewel deze verwantschap niet meer dicht kan worden genoemd, door de vergaande specialisatiegraad die Carpha en Trianoptiles hebben bereikt.

Meteen is het tweede probleem al aangeraakt, nl. de generische begrenzing binnen dit complex, waartoe Carpha, Asterochaete, Oreograstis en Trianoptiles behoren. Zeker zijn deze genera alle nauw verwant, en als bindende kenmerken kunnen worden vermeld het Carpha-embryotype, en de merkwaardige zwavelgeelgroene kleur van de antherae. KÜKENTHAL (1939c: 1-8) heeft ze alle vier verenigd, met een subgenerische erkenning van Trianoptiles. LEVYNS (1947c: 81) houdt Trianoptiles en Asterochaete generisch gescheiden (Oreograstis wordt in deze Zuidafrikaanse studie niet besproken). Daarvoor baseert ze zich zich 1) op het inderdaad verschillende areaal en 2) op wat ze vaag beschrijft als verschillen in "floral structure". In tabel 8.12.2 zijn deze gegevens meer precies weergegeven: Carpha s.s. heeft een zuidelijk, maar extra-Afrikaans areaal, de drie andere taxa zijn (Zuid-)Afrikaans. Met Asterochaete en Oreograstis zijn de bloei-verschillen eerder gering te noemen: het aantal bloemetjes kan twee bedragen, de glumellae zijn niet geveerd, de stijlbasis is relatief kleiner. Bijgevolg zie ik geen reden om deze twee genera van Carpha af te scheiden; de vereniging wordt tenandere bevestigd vanuit de embryografie. Trianoptiles blijkt veel duidelijker te verschillen, en wordt hier ook afzonderlijk behandeld.

## 12.8. Trianoptiles Fenzl

---

### 1. Taxonomie

Type: Trianoptiles capensis (Steud.) Harv.

Deze naam werd door FENZL (1836: 113) gekonstrueerd ter vervanging van Ecklonea Steud., dat als orthografische variant en dus jonger homonym van Ecklonia Hornem. (Algae) werd beschouwd. Uit VOSS (1980: 689) blijkt echter dat de interpretatie van gelijkende namen als orthografische varianten en bijgevolg als homonymen geen konstant gegeven is. Vooral wanneer het gaat om gelijkende namen van planten uit niet te verwarren groepen, bestaat de neiging om gelijkende namen niet als orthografische varianten te beschouwen, en ze dus alle bestaansrecht te geven, bvb. Butia (Arecaceae) en Butea (Fabaceae), Ravenia (Arecaceae) en Ravenia (Rutaceae).

De nauwe verwantschapsbanden tussen Carpha en Trianoptiles zijn nooit in twijfel getrokken, alleen verschilt het niveau waarop de coupure is gemaakt: generisch bij o.a. NEES (1834a: 299), KUNTH (1837: 287), STEUDEL (1854: 139), BENTHAM (1883: 1062), BAILLON (1894: 380), CLARKE (1894b: 656, 1897: 150 & 1908a: 122), LEVYNS (1943), HOOPER (1973: 864) en HAINES & LYE (1977), subgenerisch bij PFEIFFER (1931: 175), KÜKENTHAL (1939c: 107) en KOYAMA (1961: 74). Een grote meerderheid is blijkbaar overtuigd van de noodzaak om beide genera uiteen te houden. Het gaat eigenlijk meer om een verschil in appreciatie, een onzekerheid over de waarde die men aan diverse verschilpunten moet toekennen.

De twijfel over de status van Trianoptiles kan best worden aangetoond met een citaat uit CLARKE (1898: 271): "The structure of the spikelet and flower in this genus is so exactly that of Carpha that it might be better to sink the genus in Carpha"; toch hield deze auteur beide genera gescheiden.

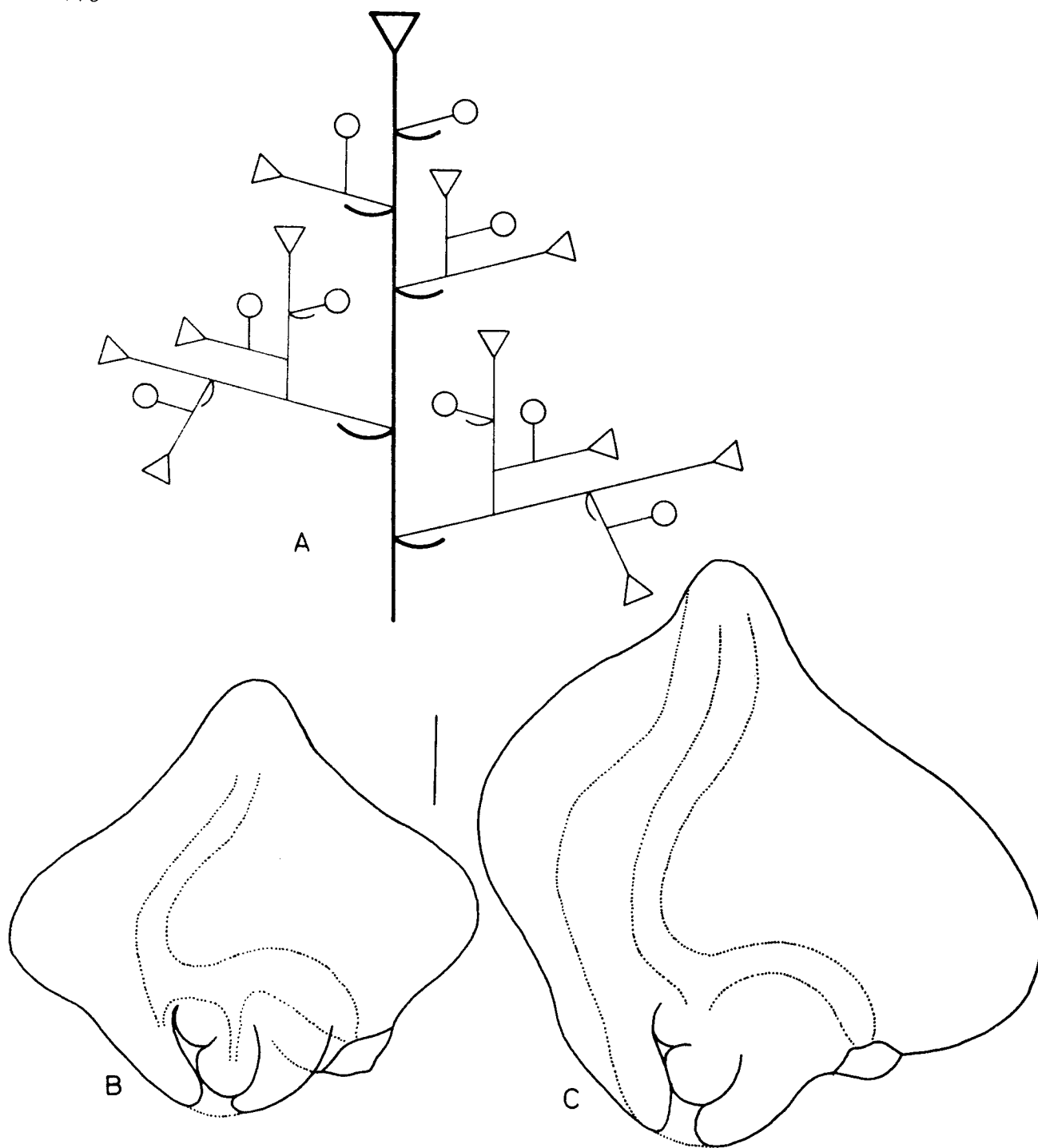


FIG. 8.12.17

*Trianoptiles capensis* (Steud.) Fenzl —A: bloemgestel, zijzicht. —B: embryo uit een normaal vruchtje, sagittaal. —C: embryo uit een basaal vruchtje, sagittaal. (A-C: Bolus 24420, BR).



## 2. Gegevens per soort

1) Trianoptiles capensis (Steud.) Harv.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.17)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een min of meer open NVP; de bracteae hebben een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP, profyllen zijn echter totaal ontbrekend.
- Een aartje bestaat uit 4 distiche glumae, die vrij makkelijk en zuiver van de rachilla loslaten, waardoor de onderste, korte en het bovenste, gestrekte internodium zichtbaar worden; gluma 2 en 3 axillieren elk een 2sl bloemetje, dat telkens door de hogere gluma wordt omhuld.
- Een 2sl bloemetje is opgebouwd uit 3+3 glumellae, waarvan de buitenste echter heel kort zijn en steeds over het hoofd zijn gezien; de binnenste glumellae zijn goed ontwikkeld: ze zijn groter dan het vruchtje, in de onderste helft veervormig gecilieerd, ze verbreden naar boven toe waar ze nog gestekeld zijn, aan de top zijn ze in 3 naalden verdeeld, waarvan de centrale naald dubbel zo lang is als de laterale; er zijn 3+0 meeldraden, verder een trimeer gynoecium met verdikte, ruwharige, blijvende stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (DIDRICHSEN 1897: 3, fig. 2, sub Ecklonea; VERBELEN 1970: 163, fig. 13) (FIG. 8.12.17)

- In bovenzicht is de omtrek ongeveer driekantig, ruimtelijk gezien is dit embryo min of meer tetrahedrisch.
- Sagittaal: - de omtrek is breed tolvormig, met een smal papilvormig, toegespitst kotyl;
  - b1 is zeer goed ontwikkeld, b2 matig tot goed, basaal gericht;
  - wk is zeer goed ontwikkeld, op een laterale uitgroeiing gelegen, schuin lateraal.
- Frontaal: - de omtrek is tolvormig, met een breed papilvormig kotyl;
  - de ks is smal ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Carpha-type, zeer goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 241-243, 267).
- PFEIFFER (1927a: 134, sub Ecklonea).
- METCALFE (1971: 526-528, fig. 67).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J.P.H. Acocks 17285, Zuid-Afrika (PRE)
- H. Bolus 24420, *ibid.* (BR)
- Duthie 1711a, *ibid.* (K)
- E. Esterhuysen 34682, *ibid.* (PRE)
- R.N. Parker 4132, *ibid.* (K)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Behalve het gewone bloemgestel worden bij de drie soorten van dit genus ook bloemetjes waargenomen in de oksel van basale bladeren, deze planten vertonen dus ook basikarpie. Verschillende auteurs hadden reeds de basale "knolletjes" opgemerkt (o.a. STEUDEL 1829: 139; CLARKE 1898: 271; KÜKENTHAL 1939c: 102), maar pas LEVYNS (1943) en HAINES & LYE (1977) hebben deze structuren min of meer korrekt beschreven, hoewel ook zij het soms nog hebben over basale "aartjes", in plaats van over basale "bloemen", zoals RAYNAL (1976c: 123) terecht opmerkt n.a.v. een bespreking van het verschijnsel amfikarpie bij Schoenoplectus. Ongewoon aan deze basale bloemetjes is de komplette omhulling en zelfs insluiting ervan door de bladschede van het axillerende bladachtig orgaan, dat zich soms op een korte laterale "as" bevindt (HAINES & LYE 1977: 237). Bij de andere genera met gekende basikarpie (Eleocharis, Schoenoplectus, Bulbostylis) vinden we de basale bloemetjes in de oksel van een open bladschede van een blad op de hoofdas. De preciese structuur van deze basale delen moet toch nog even nauwkeurig worden bestudeerd, want de figuren en beschrijvingen in de geciteerde werken zijn niet volkomen duidelijk.

- Carpha s.l. werd door KÜKENTHAL (1939c: 104) van Schoenus onderscheiden o.a. door de "fast stets verkürzte und gerade Scheinachse der Fächel". Bij Carpha, Oreograstis en Asterochaete is dat inderdaad het geval, niet echter bij Trianoptiles: LEVYNS (1943: 26) beschrijft bij T. solitaria (C.B. Clarke) Levyns een vergroeiing van de bovenste gluma met de rachilla, zelf heb ik een bijzonder duidelijk gestrekt hoogste rachilla-internodium bij T. capensis waargenomen, ook HAINES & LYE (1977: 239, fig. 3) vermelden een gestrekt, konkaf en gevleugeld rachilla-internodium tussen de twee bloemetjes.
- Over de glumellae schrijft KÜKENTHAL (1939c: 101) dat bij Trianoptiles de binnenste krans is gereduceerd, wat helemaal in tegenspraak is met de bevindingen van BENTHAM (1881i: 34, pl. 1348, fig. 2), CLARKE (1909: t. 77, fig. 6,9) en mezelf. De drie hele kleine glumellae van de buitenste krans schijnen nog nooit vermeld te zijn. Het vruchtje valt af samen met de geveerde glumellae, die aan zijn basis blijven vastzitten.

#### B. Embryo:

- Het Carpha-type heeft Trianoptiles gemeenschappelijk met Carpha zelf, d.w.z. een opvallende variant van het Fimbristylis-type, met de wk op een bijzondere, steelvormige uitgroei en gescheiden van het koleoptiel door een min of meer duidelijke insnoering, en het papilvormig uitgegroeid kotyl. DIDRICHSEN (1897: 3, fig. 2) beschrijft als eerste het embryo van Trianoptiles, maar vermeldt en tekent een embryo met een spleetvormige ks // b1. Om deze tegenspraak met VERBELEN (1970: 163) te controleren, heb ik zelf nog embryo's van Trianoptiles bestudeerd, en ik kan slechts de mening van VERBELEN (l.c.) bevestigen.
- De basikarpe vruchtjes, die zoals gekend min of meer onregelmatig en iets tot veel groter zijn dan de vruchtjes uit de normale aartjes, leveren embryo's op die zelf ook wat groter en onregelmatiger zijn gevormd, maar anders helemaal beantwoorden aan het type van de gewone embryo's.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 241-243, 267), gekopieerd door PFEIFFER (1927a: 134) en deze door KÜKENTHAL (1939c: 104), stelde dat T. capensis rond de vaatbundels in het blad slechts 1 schede zou bezitten, de sklerenchymateuze schede. METCALFE (1971: 527, 528, fig. 67E) daarentegen heeft de twee normale scheden van het eucyperoïde anatomie-type kunnen waarnemen.

## 4. Bespreking

Zoals reeds uiteengezet in de bespreking bij Carpha, bezit Trianoptiles een verzameling kenmerken die dit genus als een hoog-evolutieve tak in het groepje van Carpha s.l. laten kwalificeren (tabel 8.12.2). De verdere affiniteiten van de Carpha-groep binnen de Rhynchosporae worden bij Carpha behandeld.

Of dit taxon nu als genus of eerder als subgenus moet worden beschouwd, is veeleer een kwestie van appreciatie, en het maakt op de keper beschouwd eigenlijk niet veel uit. Een erkenning als genus heeft wel het grote praktische voordeel dat zo veel meer aandacht wordt gevestigd op dit taxon, door het binaire nomenklatuursysteem en de manier waarop indexen en floristische lijsten worden samengesteld. Neem daarbij ook nog het feit dat Trianoptiles door de grote meerderheid der auteurs inderdaad op genusniveau is geplaatst, dan lijkt het aangewezen om deze traditie, die op vrij stevige gronden berust, niet te verstoren en bijgevolg Trianoptiles als genus te behouden, omwille van:

- de eenjarigheid der soorten,
- de basikarpie,
- het gestrekte hoogste rachilla-internodium,
- de zuiver lossende glumae,
- de 2 fertiele bloemetjes,
- de gereduceerde buitenste glumellae,
- de 3-tandige binnenste glumellae,
- het embryo met duidelijke b2.

## 12.9. Tetraria P. Beauv.

---

### 1. Taxonomie (tabel 8.12.3)

Type: Tetraria thuarii P. Beauv., nom. illeg. (= T. compar (L.) Lestib.).

Over dit genus -in de brede zin opgevat- schreef KERN recent: "The group of genera to which Tetraria belongs is extremely difficult, and the genera have been circumscribed in very different ways" (KERN 1974: 664). Dit werd genoteerd n.a.v. de bespreking bij T. borneensis Kern, een fytogeografisch verrassende aanwezigheid van dit genus in het laagland van Borneo, waar de andere soorten zich quasi beperken tot de Kaap (met enkele soorten op de Centraalafrikaanse gebergten, een 6-tal in Australië en 1 soort in Nieuw-Zeeland). Over die bewuste soort uit Borneo wordt in de Aanvullingen (cf. infra) een en ander kritisch bekeken, mogelijkerwijze hoort die eerder in Costularia thuis. Over de insluiting in Tetraria van een Australische (en de Nieuwzeelandse) soort, T. capillaris (F. v. Muell.) J.M. Black valt eveneens te discussiëren (BLAKE 1943a: 54; WILSON 1983b: 367-368); de andere, o.a. T. australiensis C.B. Clarke en T. microcarpa S.T. Blake, zijn de enige die duidelijk en zonder enig probleem tot de typische Tetraria-soorten kunnen worden gerekend. Nog twee andere Australische soorten zijn ooit in Tetraria geplaatst, nl. T. monocarpa (J.M. Black) J.M. Black, in Schoenus horend (BLAKE 1943a: 54), en T. octandra (Nees) Kük., hier behandeld als typesoort van een monotypisch genus Tetrariopsis.

Tetraria zelf heeft een wat ongelukkige geschiedenis achter de rug. Gepubliceerd door Palisot de Beauvois in 1816 en overgenomen door LESTIBOUDOIS (1819: 36) op de hen "bekende" wijze, raakte het decennia lang in de vergetelheid, tot BENTHAM (1881a: 362), na een gedetailleerde studie van deze teksten, de inhoud van dit en diverse andere genera kon aantonen. Hij is van mening, net zoals LESTIBOUDOIS (1819: 56) dat Tetraria hoogstwaarschijnlijk overeenkomt met Schoenus compar L. (toen gekend als Elynanthus compar (L.) Nees), maar gebaseerd op een afwijkende vorm van deze soort, met 4-tallige bloemetjes. Daarom, en ook omwille van het feit dat de naam Elynanthus bij NEES (1832: 520) en alle latere auteurs voor een genus met quasi dezelfde omschrijving als Tetraria is gebruikt, meent BENTHAM (1881a: 362) dat het aangewezen is om Elynanthus verder in die zin aan te houden, wat nu natuurlijk nomenklaturale nonsens betekent.

Tabel 8.12.3 : Een vergelijking van Tetraria met enige verwante genera

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Costularia</u></b>	<b><u>Tetraria</u></b>	<b><u>Cyathocoma</u></b>	<b><u>Neesenbeckia</u></b>	<b><u>Tetrariopsis</u></b>	<b><u>Epischoenus</u></b>
<i>Bloemgestel</i>						
<i>mét profyllen</i>	-	+/-	-	+	+	-
<i>Glumæ</i>						
- <i>stand</i>	distich	± distich	± spirilig ?	distich	distich	distich
- <i>aantal</i>	7 - 10	5 - 13	4	5 - 6	6	5 - 15
<i>Bloemetjes</i>						
- <i>aantal</i>	2	1 - 2 - 3 (4)	2	2	2	2 - 3
- <i>fertiele</i>	1h	1 (2)h	1l	1h	1l	1h
<i>Glumellæ</i>						
- <i>aantal</i>	3 + 3	0 / 3 / 3 + 3	3 + 3	3 + 3	0	0
- <i>grootte t.o.v.</i>						
- <i>vruchtje</i>	> (<)	< (>)	≈	>	-	-
- <i>versiering</i>	geveerd	kort gestekeld	kort gestekeld	kort gestekeld	-	-
<i>Aantal meeldraden</i>	3	3 (4,5), 3 + 3 (7)	3 + 3	3 (3 + 3)	4 + 4	3
<i>Aantal stijltakken</i>	3	3 (4)	3	6	4	3
<i>Stijlbasis</i>						
- <i>blijvend</i>	+	+	+	+	+	-
- <i>verdikt</i>	+	+	+	+	+	-
- <i>versiering</i>	ruw / glad	ruw / glad	ruw	glad	ruw	glad
<i>Embryo</i>						
- <i>type</i>	Carex	Schoenus	?	Schoenus	?	?
- <i>ontrek</i>	obovaal	zeer breed tolvormig	?	breed tolvormig	?	?

Vermoedelijk heeft BENTHAM (1881a: 362) de oorspronkelijke beschrijving van Tetraria niet geraadpleegd, want de naam van de typesoort T. thuarii wordt door hem niet vermeld. LEVYNS (1947c: 74-77) heeft dat wel gedaan, en beschrijft de complexe problemen die moesten worden opgelost bij het lokaliseren en identificeren van het typespecimen van deze soort. Uiteindelijk komt ze tot het besluit dat een specimen, verzameld door du Petit-Thouars, en nu in het herbarium G, naar alle waarschijnlijkheid als holotype moet worden beschouwd. Dit specimen blijkt inderdaad niet anders dan een wat afwijkende vorm van T. compar (L.) Lestib. (deze naam moet trouwens voor dit taxon worden gebruikt, vermits ze het oudste epitheton draagt). Wat CLARKE (1898: 289-290) en KÜKENTHAL (1940b: 244-245) onder T. thuarii hebben beschreven en bedoeld, komt overeen met Macrochaetium ecklonii (Nees) Levyns (LEVYNS 1947c: 77) (zie Cyathocoma!).

Voor zover ik heb kunnen nagaan, neemt pas BAILLON (1894: 374) als eerste weer Tetraria op, en deze naam blijft nadien gehandhaafd. Een aantal genera worden nu vaak in Tetraria s.l. opgenomen; enkele daarvan worden hierna besproken; voor meer details kan worden verwezen naar PFEIFFER (1931: 186), KÜKENTHAL (1931: 187-193 & 1940b: 201-203) en LEVYNS (1947c).

Vooraf echter worden even een aantal minder bekende genera opgesomd die nu als synoniemen van Tetraria s.s. worden gezien, in chronologische volgorde. Schoenopsis P. Beauv. ex Lestib. is zonder soorten gepubliceerd; NEES (1832: 528) heeft als eerste en enige auteur twee soorten in dit genus beschreven, beide behoren zonder twijfel tot Tetraria; bijgevolg kunnen we Schoenopsis, indien korrekt geïnterpreteerd door NEES (maar zie Elynanthus!) in de synonymie opnemen. Het monotypische Lepisia K.B. Presl is zonder problemen Tetraria, Trichoballia K.B. Presl met oorspronkelijk twee soorten (plus een derde, twijfelachtige) eveneens. Sclerochaetium Nees is enkele jaren later met dezelfde twee soorten als in vorig genus gepubliceerd. Aulacorrhynchus Nees tenslotte is weer monotypisch, net zoals Decalepis Bock., dat echter omwille van het prioritaire Decalepis Wight et Arnott vervangen werd door Boeckeleria T. Durand.

#### 1) Elynanthus P. Beauv. ex Lestib.

Type: niet aangeduid.

Van dit genus is de oorspronkelijke inhoud eigenlijk niet gekend. BENTHAM (1881a: 361-362) vermoedt dat het gaat om Hypolytrum of een verwant genus, omwille van de vermelding "perianth. 2-paleaceum, paleis navicularibus" (LESTIBOUDOIS 1819: 32). NEES (1832: 520) en alle latere auteurs vóór BAILLON (1894: 374) nemen deze naam op en gebruiken die voor o.a. een aantal Kaapse soorten van wat wij nu als Tetraria kennen, met daarnaast nog latere bijvoegingen uit Schoenus, Cladium en Carpha. De enige soort die NEES (l.c.) bij zijn eerste interpretatie van Elynanthus vermeldt, is E. compar (L.) Nees, wat taxonomisch gezien overeenkomt met de typesoort van Tetraria zelf, nl. T. thuarii P. Beauv.

Deze naam kan dus niet voor Tetraria of enig onderdeel ervan worden gebruikt, vermits de oorspronkelijke inhoud van Elynanthus door NEES (1832: 520 & 1834a: 298) zeker werd gewijzigd, voortgaande op zijn beschrijvingen: "perigynium nullum".

## 2) Macrochaetium Steud.

Type: M. dregei Steud., nom. illeg. (= M. hexandrum (Nees) Pfeiff.).

De oorspronkelijk enige soort, M. dregei Steud., heeft een bewogen nomenklatorische geschiedenis achter de rug, voortgekomen uit verwarring, onnauwkeurige raadpleging van de bronnen, ... PFEIFFER (1931: 186) en KÜKENTHAL (1931: 193-194) pogen orde op zaken te stellen, maar slechts in de revisie van Tetraria komt alles terecht (KÜKENTHAL 1940b: 243-244). Waar deze auteur eerst van mening was dat Macrochaetium inderdaad als genus diende te worden onderscheiden, komt hij daar later op terug, wellicht omdat hij door zijn revisorisch werk de variabiliteit van de glumae-plaatsing en de geslachtsverdeling over de bloemetjes binnen Tetraria beter heeft leren kennen, en hij plaatst deze soort zelfs in de onmiddellijke nabijheid van "T. thuarii P. Beauv." (= T. thuarii auct., non P. Beauv. = Macrochaetium ecklonii (Nees) Levyns).

Enige jaren later komt LEVYNS (1947c: 77, 80) opnieuw met een zelfstandig genus Macrochaetium naar voor, en daar worden 2 soorten in opgenomen: M. hexandrum (Nees) Pfeiff., en een nauwe verwant, die zou overeenkomen met T. thuarii auct., non P. Beauv. (CLARKE 1898: 289-290 & KÜKENTHAL 1940b: 244); voor dit taxon is de naam M. ecklonii (Nees) Levyns beschikbaar. De geslachtsverdeling over de bloemetjes wordt niet als differentiërend kenmerk t.o.v. Tetraria gebruikt, wel 1) het kleiner aantal glumae, 2) de min of meer spiralige stand van de glumae, 3) de 3+3 eerder lange glumellae, en 4) de 3+3 meeldraden.

Nog even een citaat: "The genus is undeniably very closely allied to Tetraria, and future research may lead to its incorporation in that genus. With our imperfect knowledge of this group of plants it seems desirable to retain Macrochaetium in the meantime" (LEVYNS 1947c: 80). Deze mening is hier gevolgd, vooral omwille van de ontbrekende embryografische gegevens, maar ook anatomisch lijkt Macrochaetium wat van Tetraria te verschillen (METCALFE 1971: 369). Ook CLARKE (1898: 291) erkent Macrochaetium als genus buiten Tetraria, "from which it differs in the few non-distichous glumes, and the lowest flower perfecting a nut".

Indien dus dit taxon voorlopig als genus wordt behouden, moeten hier zeker twee prioritaire namen worden vermeld, nl. Cyathocoma Nees (uit 1834) met als type C. ecklonii Nees, en



Ideleria Kunth (uit 1837) met als type I. capensis Kunth. Zou Macrochaetium als genusnaam gewenst blijven, dan moet ze worden gekonserveerd tegenover beide vroegere namen; m.i. is dit eigenlijk niet nodig, en kan beter voor dit kleine genus met zijn enkele weinig bekende Kaapse soorten meteen de oudste naam worden gerehabiliteerd. Het mag als merkwaardig worden beschouwd dat dit eenvoudige feit aan de aandacht van zowel PFEIFFER (l.c.), KÜKENTHAL (l.c.) als LEVYNS (l.c.) is ontsnapt.

### 3) Epischoenus C.B. Clarke

Type: E. quadrangularis (Böck.) C.B. Clarke.

Ongetwijfeld bestaan ook voor dit genus affiniteiten met Tetraria, maar het lijkt me toch dat deze soorten zich aan de rand van de variatiebreedte bevinden of daar voorbij, en aangezien ook hier embryografische gegevens totaal ontbreken, wil ik hier het risico niet lopen om een potentieel homogeen groepje in een groot en heterogeen wordend Tetraria onder te brengen met alle verlies aan informatie vandien.

Wat zijn nu de bijzondere kenmerken waardoor dit Zuidafrikaanse genus zich van Tetraria onderscheidt? Vooreerst moet worden opgemerkt dat de eerste (en lang de enige) soort, E. quadrangularis (Böck.) C.B. Clarke uit Schoenus was weggehaald (vanwaar de naam), omwille van de andere geslachtsverdeling over de bloemetjes, en de enigszins verschillend gebouwde rachilla met verlengd en verdikt internodium boven het ene 2sl bloemetje. Later werden een aantal supplementaire soorten beschreven, en in haar revisie van het genus maakte LEVYNS (1959: 80) er ons attent op dat de affiniteiten eerder met Tetraria liggen. Dat blijkt uit bepaalde kenmerken van E. cernuus Levyns, een soort met een weinig verlengd en verdikt bovenste rachilla-internodium, en ook een vegetatieve habitus, die aan Tetraria doet denken.

Zij houdt niettemin beide genera uit elkaar, omwille van de duidelijk distiche, samengedrukte aartjes, het toch wel duidelijk verlengde bovenste rachilla-internodium, de vorm van het vruchtje met versmalde voet, en de afvallende, quasi niet verdikte, gladde stijlbasis.

### 4) Tetrariopsis C.B. Clarke

Type: T. octandra (Nees) C.B. Clarke.

Dit is een monotypisch Australisch genus, door CLARKE (1904: 81 & 1908a: 45-46) eerst zonder, later posthuum met een beschrijving gepubliceerd, gebaseerd op T. octandra (Nees) C.B. Clarke: de afwijkende eigenschappen zijn de geslachtsverdeling over de bloemetjes (net het omgekeerde van de meeste (!) Tetraria-soorten), de 4-tallige bloemetjes, die evenwel ook bij enkele Tetraria-soorten voorhanden (kunnen) zijn, en de min of meer spirale plaatsing van de glumae in de rolronde aartjes.

KÜKENTHAL (1931: 192-193 & 1940b: 201-202, 242) heeft gedetailleerd aangetoond dat de voornoemde eigenschappen vooreerst niet zo konstant zijn als werd aangenomen, en dat ze tweedens binnen Tetraria ook wel bij andere soorten worden aangetroffen; vandaar dat zijn voorstel om Tetrariopsis in Tetraria op te nemen (als T. octandra (Nees) Kükenthal) meestal wordt aanvaard.

Gahnia hystrix J.M. Black is ooit in verband gebracht met Tetrariopsis (KERN 1962b: 222-223), omwille van de gelijkende geslachtsverdeling, de 6 (sic!) meeldraden, de korte rachilla-internodia en de distiche glumae. In Gahnia zelf is het een wat opvallende soort door de grote fertiele gluma (BLAKE 1943a: 60). Materiaal van deze soort heb ik niet kunnen bestuderen, en voorlopig kan dit punt dus niet worden behandeld.

#### 5) Neesenbeckia Levyns

Type: N. punctoria (C.B. Clarke) Levyns.

Dit is een oud genus met een jonge naam, gebaseerd op Tetraria punctoria C.B. Clarke, en waartoe misschien nog enige nauw verwante soorten moeten worden gerekend. Buekia Nees moest omwille van homonymie worden vervangen, en LEVYNS (1947c: 74) heeft daarvoor gezorgd, met de vermelding van de differentiërende kenmerken van Neesenbeckia t.o.v. Tetraria, nl. a) de reductie van de bladeren, waarvan slechts de bovenste een rolronde lamina heeft, b) de niet duidelijk distiche glumae, c) de ongevoon lange glumellae, en d) de zeer lange stijl met zijn 6 stijltakken.

We krijgen hier weer dezelfde situatie als bij Cyathocoma, waar bijna geen enkele van de differentiërende kenmerken afzonderlijk werkt, maar de combinatie maakt van deze soort(en) wel een uitzonderlijke verschijning binnen Tetraria. Ook dit randgeval wordt dus -voorlopig- uit Tetraria gehouden, totdat alle Tetraria-soorten zelf beter gekend zullen zijn. CLARKE (1898: 277) houdt dit taxon op sectio-niveau binnen Tetraria, met als hier nog niet vermeld differentiërend kenmerk dat de stengels knopen zouden vertonen tussen de basale bladeren en het bloemgestel.

## 2. Gegevens per soort

1) Tetraria australiensis C.B. Clarke

## A. Bloemgestel: (\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae bezitten een gesloten bladschede; de zijassen vertakken volgens een PVP, of in rijker ontwikkelde exemplaren volgens een gemengd PVP-NVP; profyllen zijn alle aanwezig.
- Een aartje is opgebouwd uit 5 distich geplaatste glumae, waarvan de grootste glumae 3 en 4, resp. een functioneel m en een 2sl bloemetje axilleren, telkens omhuld door de hogere gluma.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 meeldraden, zonder glumellae, en met een trimeer gynoecium, met verdikte en blijvende stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- Pritzel 138, Australië (L)

2) Tetraria compar (L.) Lestib.

## A. Bloemgestel: (\*A)

- Zoals bij T. australiensis, maar de hoofdas vertakt volgens een min of meer verdicht NVP, en de profyllen ontbreken allemaal.
- Een aartje is opgebouwd uit ca. 9 distiche glumae, de grootste glumae 6, 7 en 8 dragen resp. een functioneel m, een functioneel m en een 2sl bloemetje.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 0+3 glumellae, soms zeer zwak ontwikkeld, verder 3+0 meeldraden, en een trimeer gynoecium, met sterk verdikte en blijvende stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

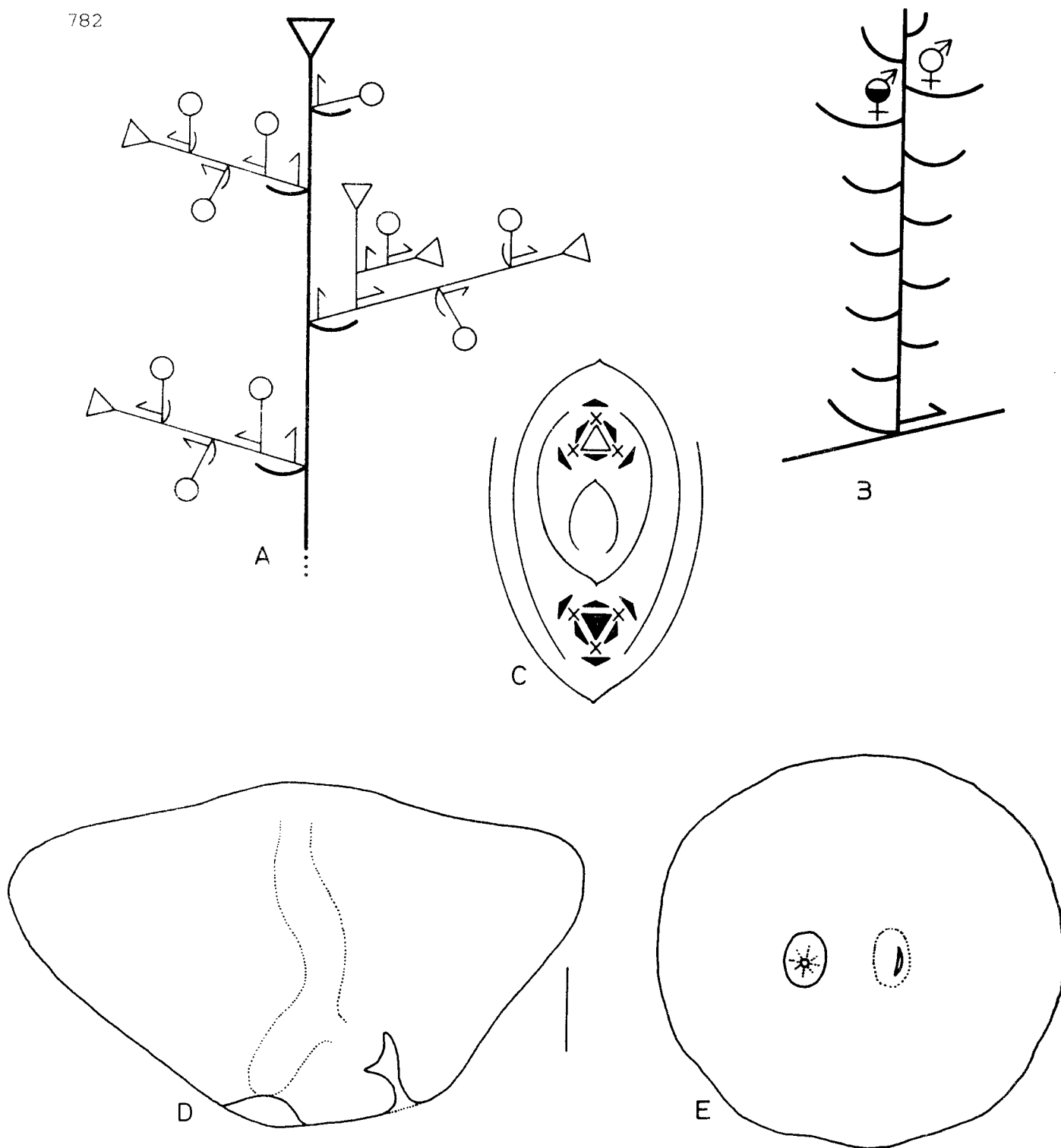


FIG. 8.12.18

*Tetraria compressa* Turrill -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, zijzicht. -C: apikaal deel van een lateraal aartje, bovenzicht. (A-C: Acocks 13023, WAG).

*T. compar* (L.) Lestib. -D: embryo, sagittaal. -E: id., basaal. (D-E: Taylor 9872, GENT).

## B. Embryo: (FIG. 8.12.18)

- De bestudeerde embryo's leken mij nog niet volgroeid.
- Hun omtrek is breed obtrullaat, met afgeronde hoeken.
- Sagittaal: - b1 is matig ontwikkeld, schuin lateraal;  
              - wk is goed ontwikkeld, ingezonken, schuin lateraal.
- Frontaal: - ks is (smal) spleetvormig, // b1.

Besluit: Helothrix-type, matig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- E. Coppejans 893, Zuid-Afrika (GENT)
- R.N. Parker 4209, ibid. (K)
- H.C. Taylor 9872, ibid. (GENT)
- H.C. Taylor 9996, ibid. (GENT)
- H.C. Taylor 10005, ibid. (GENT)
- H.C. Taylor 10014, ibid. (GENT)

3) Tetraria compressa TurrillA. Bloemgestel: (MEERT 1978: 106-107, fig. 175-179)  
(FIG. 8.12.18)

- Zoals bij T. australiensis, maar het aartje is opgebouwd uit 11-13 distiche glumae; glumae 9 en 10, of 11 en 12 axilleren resp. een funktioneel m en een 2sl bloemetje, telkens omhuld door de hogere gluma; een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 glumellae, 3+0 meeldraden, en een trimeer gynoecium.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J.P.H. Acocks 23024, Zuid-Afrika (WAG)
- H.C. Taylor 3228, ibid. (PRE)

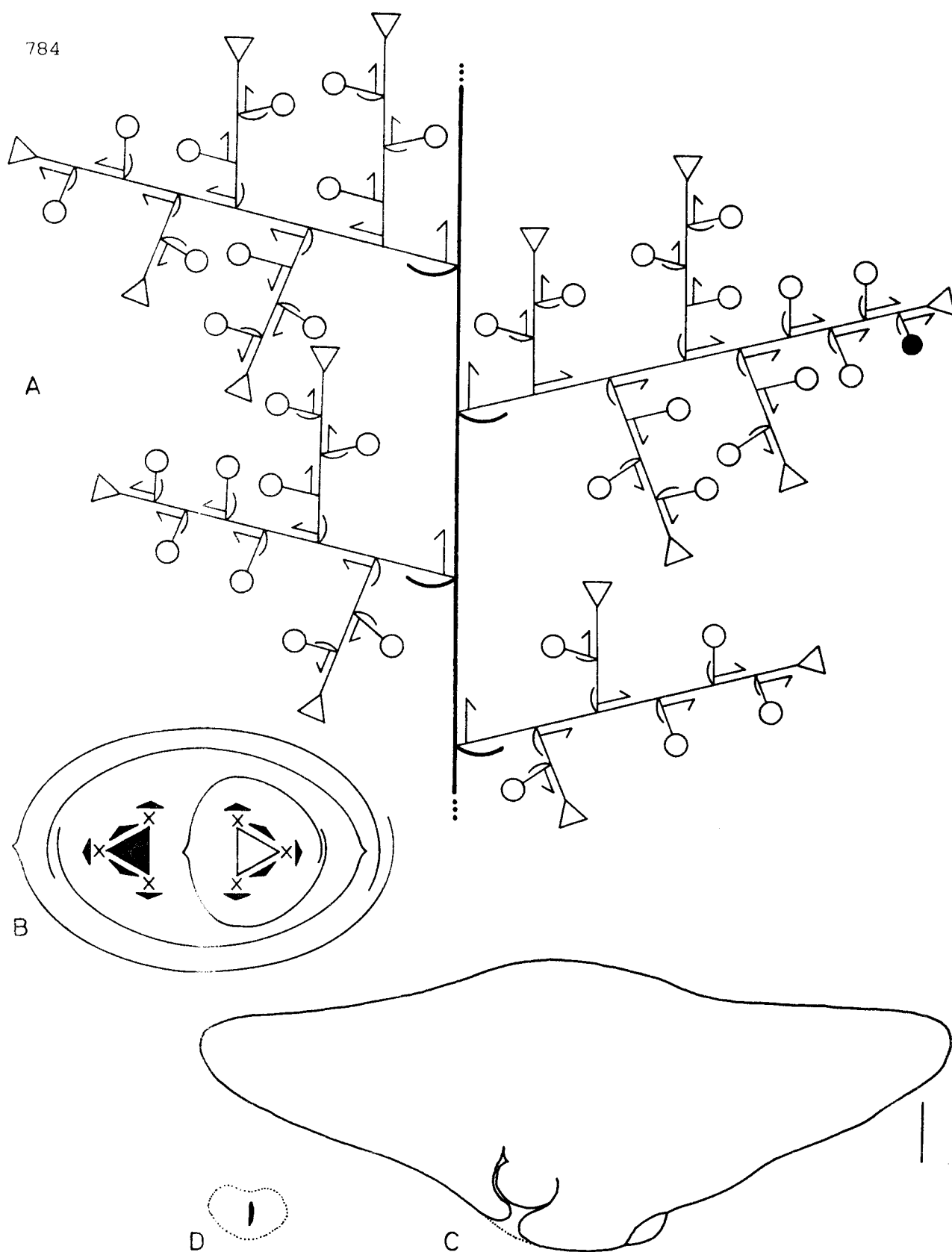


FIG. 8.12.19

*Tetraria eximia* C.B. Clarke —A: deelbloemgestel, zijzicht. —B: apikaal deel van een aartje, met glumae 6-8 en bloemetjes 6-7. —C: embryo, sagittaal. —D: id., detail van een eerste blaadje en kiemspleet, basaal. (A-B: Bos 354, WAG; C-D: naar VANHECKE 1970: fig. 40).

4) Tetraria cuspidata (Rottb.) C.B. Clarke

## A. Bloemgestel: (\*A)

- Zoals bij T. compar, maar het aartje is opgebouwd uit 6 distiche glumae, gluma 5 axilleert een 2sl bloemetje, omhuld door gluma 6; een 2sl bloemetje bestaat uit 3+0 meeldraden, zonder glumellae, en een trimeer gynoecium met verdikte, ruw en blijvende stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- P. Goetghebeur 4473, Zuid-Afrika (GENT)
- P. Goetghebeur 4504, ibid. (GENT)
- H.C. Taylor 9865, ibid. (GENT)
- H.C. Taylor 9868, ibid. (GENT)

5) Tetraria eximia C.B. Clarke

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.19)(\*A)

- Zoals bij T. australiensis, maar er is een sterk overwicht van NVP.
- Een aartje is opgebouwd uit 8 distiche glumae, die vrij goed van de rachilla lossen; de grootste glumae, 6 en 7 axilleren resp. een funktioneel m en een 2sl bloemetje, telkens door de hogere gluma omhuld.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 glumellae, 3 meeldraden en een trimeer gynoecium.

Besluit: Rhynchospora-type.

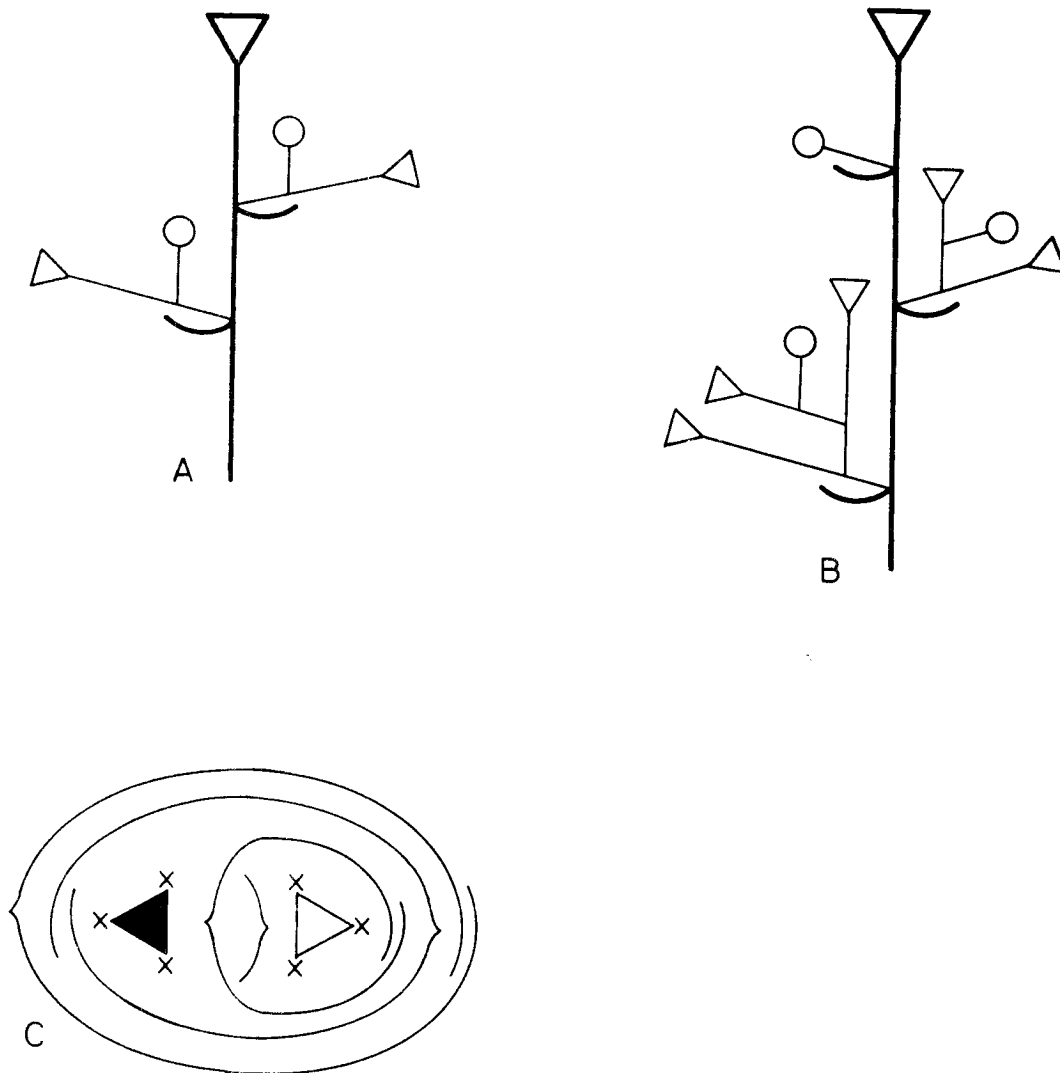


FIG. 8.12.20

*Tetraria sylvatica* (Nees) C.B. Clarke —A-B: bloemgestellen, zijzicht. —C: apikaal deel van een aartje, met glumae 5-8 en bloemetjes 5-6. (A-C: Schlechter 8815, P).



B. Embryo: (VANHECKE 1970: 36, fig. 40 & 1974: 395, fig. 42)  
(FIG. 9.12.19)

- De omtrek is zeer breed tolvormig tot zeer breed rhombisch, met wat ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 heel zwak of niet, schuin lateraal;  
- wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, schuin lateraal.
- Frontaal: - ks is smal ellipsvormig, schuin lateraal onder b1 zichtbaar, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- J.J. Bos 354, Zuid-Afrika (WAG)
- H.C. Taylor 9862, ibid. (GENT)

#### 6) Tetraria sylvatica (Nees) C.B. Clarke

A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.20)(\*A)

- Zoals bij T. compar, maar het aartje is opgebouwd uit 6-7 min of meer distiche glumae, waarvan de grootste glumae 4 en 5, of 5 en 6 resp. een functioneel m en een 2sl bloemetje axilleren, telkens door de hogere gluma omhuld.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+0 meeldraden, zonder glumellae, en een trimeer gynoecium met verdikte, gladde en blijvende stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- Schlechter 8815, Zuid-Afrika (P)
- R.D. Smith 209, ibid. (PRE)
- H.C. Taylor 9861 & 9869, ibid. (GENT)

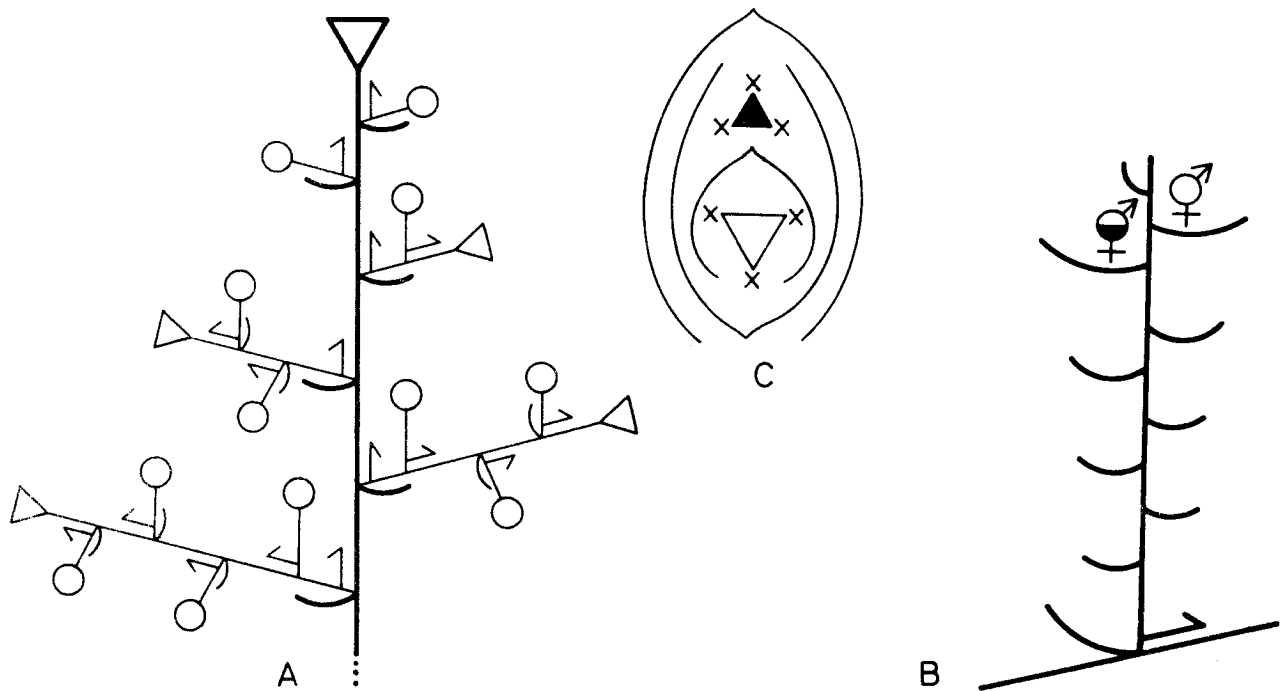


FIG. 8.12.21

*Tetraria ustulata* (L.) C.B. Clarke -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: lateraal aartje, zijzicht. -C: apikaal deel van een lateraal aartje, bovenzicht. (A-C: Thompson 1155, WAG).

7) Tetraria ustulata (L.) C.B. Clarke

A. Bloemgestel: (MEERT 1978: 107-108, fig. 180-183)  
(FIG. 8.12.21)

- Zoals bij T. eximia, maar het 2sl bloemetje bezit geen glumellae.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- E. Esterhuysen 1181, Zuid-Afrika (PRE)
- T.P. Stokoe 68126, ibid. (PRE)
- M.F. Thompson 1155, ibid. (WAG)

## 3. Aanvullende gegevens

A. Bloemgestel:

- De analyses van LEVYNS (1947c) zijn zeer nauwkeurig uitgevoerd, maar enigszins storend werkt toch haar interpretatie van de aartjesstructuur als een cymeuze eenheid, waarvan de hoogste twee glumae elk een bloemetje zouden axilleren. Zoals vroeger uiteengezet in de algemene hoofdstukken berust dit soort beschrijvingen op ingewikkelde verklaringen, die de situatie hoogstwaarschijnlijk niet korrekt weergeven.
- Om zich een idee te vormen van de variabiliteit binnen één soort -en wel van de typesoort T. compar zelf!- is de tabel in LEVYNS (1947c: 79) zeer verhelderend: wat kan variëren, varieert: het aantal glumae, het aantal bloemetjes, de geslachtsverdeling over de bloemetjes, het aantal meeldraden, het aantal stijltakken.

- En dan nog even wat over T. borneensis Kern, een soort die behoorlijk ver buiten het fytogeografisch areaal en de oekologische amplitudo van Tetraria valt (KERN 1958: 225 & 1974: 664). Dit feit deed zijn auteur reeds twijfelen aan de exactheid van de insluiting in Tetraria, en terzelfdertijd werd gewezen op de sprekende gelijkenissen met Costularia pilisepala (Steud.) Kern. De argumenten die daar worden aangehaald om dit taxon wel in Tetraria en niet in Costularia te plaatsen, ga ik hier even kritisch doorlichten:

- 1) de glumae staan subdistich: in beide genera vertonen de meeste, resp. alle soorten distich geplaatste glumae, uit de figuur bij KERN (1958: fig. 2 & 1974: fig. 71) blijkt voor deze soort spirodistische plaatsing van de glumae;
- 2) de rachilla is kort en recht: dit kenmerk is voor beide genera gelijk;
- 3) het laagste bloemetje is functioneel m: dit gaat eveneens op voor de meeste soorten uit beide genera;
- 4) de borstelharen rond het vruchtje zijn "delicate" en korter dan het vruchtje: meestal zijn de glumellae bij Tetraria korter dan, en bij Costularia langer dan het vruchtje, maar diverse uitzonderingen zijn in beide gevallen bekend;
- 5) de 3+3 meeldraden: enkele Tetraria-soorten bezitten inderdaad soms of altijd 3+3 meeldraden per bloemetje, maar bij Costularia is dat voor zover bekend nooit het geval;
- 6) het konnektief is lang uitgegroeid boven de anthera: dit is bij veel (niet alle!) Tetraria-soorten het geval, maar ook zo bij verschillende Costularia;
- 7) de antherae zijn "inconspicuously auricled": dit kenmerk wordt door KÜKENTHAL (1940b: 199) als differentiërend voor Tetraria t.o.v. Costularia beschouwd;
- 8) de stijlbasis is blijvend, konisch verbreed: ook dit kenmerk treffen we konstant bij de twee genera aan.

Uit deze bespreking blijkt dat slechts twee kenmerken - voor zover bekend - absoluut differentiërend werken, en dit taxon in Tetraria doen belanden: de zes meeldraden, en de geoorde antherae. Ook daar heb ik mijn bedenkingen bij, vooreerst moet het kenmerk "oortjes" van de antherae bij Costularia meer in detail worden bekeken, en tweedens ontbreken van T. borneensis de eveneens differentiërende embryografische gegevens. Zolang deze laatste onbekend blijven, kan ik me niet uitspreken over de plaats van het hier besproken taxon.

## B. Embryo: (FIG. 8.12.22)

- Buiten de reeds vermelde soort heeft VANHECKE (1974: 380-382, fig. 37-42) nog diverse andere Tetraria-taxa embryografisch bestudeerd. Fundamentele verschillen met de hoger beschreven embryo's zijn niet genoteerd, qua vorm liggen ze tussen het embryo van T. compar en dat van T. eximia in. Vermeldenswaard is wel de waargenomen variabiliteit van de kiemspleet: van dwars op b1, over breed ellipsvormig tot rond, tot zelfs // b1, en wat meer is: de verschillen in ks lijken niet gekorreleerd met de indeling in sectiones van CLARKE (1908a: 126), noch die van KÜKENTHAL (1940b: 214).

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905, sub Decalepis), PFEIFFER (1927a: 138, 145, p.p. sub Boeckeleria) en METCALFE (l.c.) hebben nog diverse andere soorten uit Tetraria anatomisch bestudeerd, en die vertoonden alle een eucyperoïde anatomie.
- METCALFE (1971: 515) ziet in bepaalde opzichten een opmerkelijke gelijkenis met "Elynanthus", en daarenboven ook nog met Gahnia en Tricostularia. Met Costularia kon geen opvallende gelijkenis worden genoteerd, hoewel de axiaal gestrekte (METCALFE 1971: 548) en soms wat ingesnoerde chlorenchymcellen (PFEIFFER 1927a: 138, 145) in dit opzicht betekenisvol kunnen zijn.

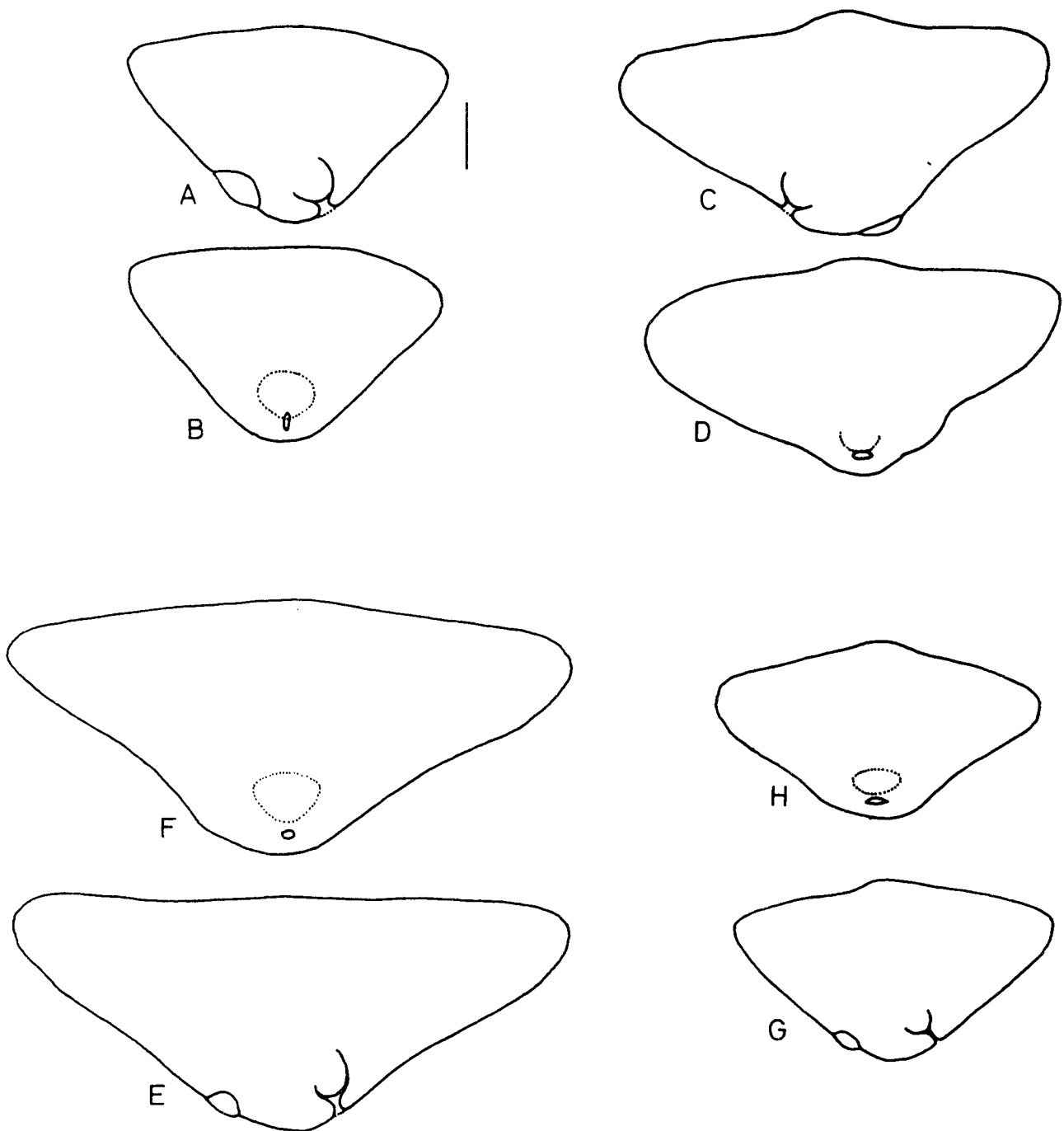


FIG. 8.12.22

*Tetraria nigrovaginata* C.B. Clarke -A: embryo, sagittaal. -B: id., frontaal. (A-B: naar VANHECKE 1970: fig. 37).

*T. secans* C.B. Clarke -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (C-D: o.c.: fig. 39).

*T. triangularis* C.B. Clarke -E: embryo, sagittaal. -F: id., frontaal. (E-F: o.c.: fig. 41).

*T. capillacea* C.B. Clarke -G: embryo, sagittaal. -H: id., frontaal. (G-H: o.c.: fig. 38).

#### 4. Bespreking

Dit genus met zijn behoorlijk variabele soorten (zie LE-VYNS 1947c: 79!), met zijn belangrijke infragenerische variabiliteit, en met zijn diverse nauw verwante satellietgenera, is niet makkelijk a.h.v. enkele kenmerken te omschrijven, of te differentiëren van de andere Schoeneae-genera.

Als dichte verwant wordt meestal Costularia naar voor geschoven, een genus met een ongeveer parallel verlopend areaal (maar met verschillend zwaartepunt), en vaak goed gelijkende habitus, bloemgestel en aartjes. In de Aanvullende gegevens hier zijn de echte of vermeende differentiërende kenmerken tussen beide genera opgesomd, en daaruit blijkt dat de verschillen eerder gering zijn te noemen. Ook KÜKENTHAL (1940b: 200) slaagt er slechts moeizaam in om beide genera uiteen te houden. Het beeld wordt dan nog verder vertroebeld door de aanwezigheid in de twee genera van bepaald aberrante soorten, die door hun eerder uitzonderlijke kenmerken de generische grens doen vervagen.

Een oplossing voor dit probleem kan wellicht worden gevonden in de embryografie, die voorlopig een duidelijk verschil levert tussen beide genera. Het is helaas niet eenvoudig om voldoende rijpe vruchtjes van die bewuste grenssoorten te bemachtigen, met de bijkomende moeilijkheid van de hoge steriliteitsgraad bij veel rhynchosporoïde genera.

Als bruikbare (makro)morfologische kenmerken kunnen we noteren: de aanwezigheid van geoorde antherae bij Tetraria, de (meestal) lange glumellae bij Costularia, de (meestal) kale stijlbasis van Tetraria, de (meestal) niet duidelijk distiche lagere kafjes in het aartje van Tetraria. Anatomisch gezien lijkt ook de vruchtwandstructuur verschillen te kunnen leveren, maar ook dit kenmerk moet zeker bij meer soorten worden nagegaan, vooraleer we de waarde ervan kunnen inschatten.

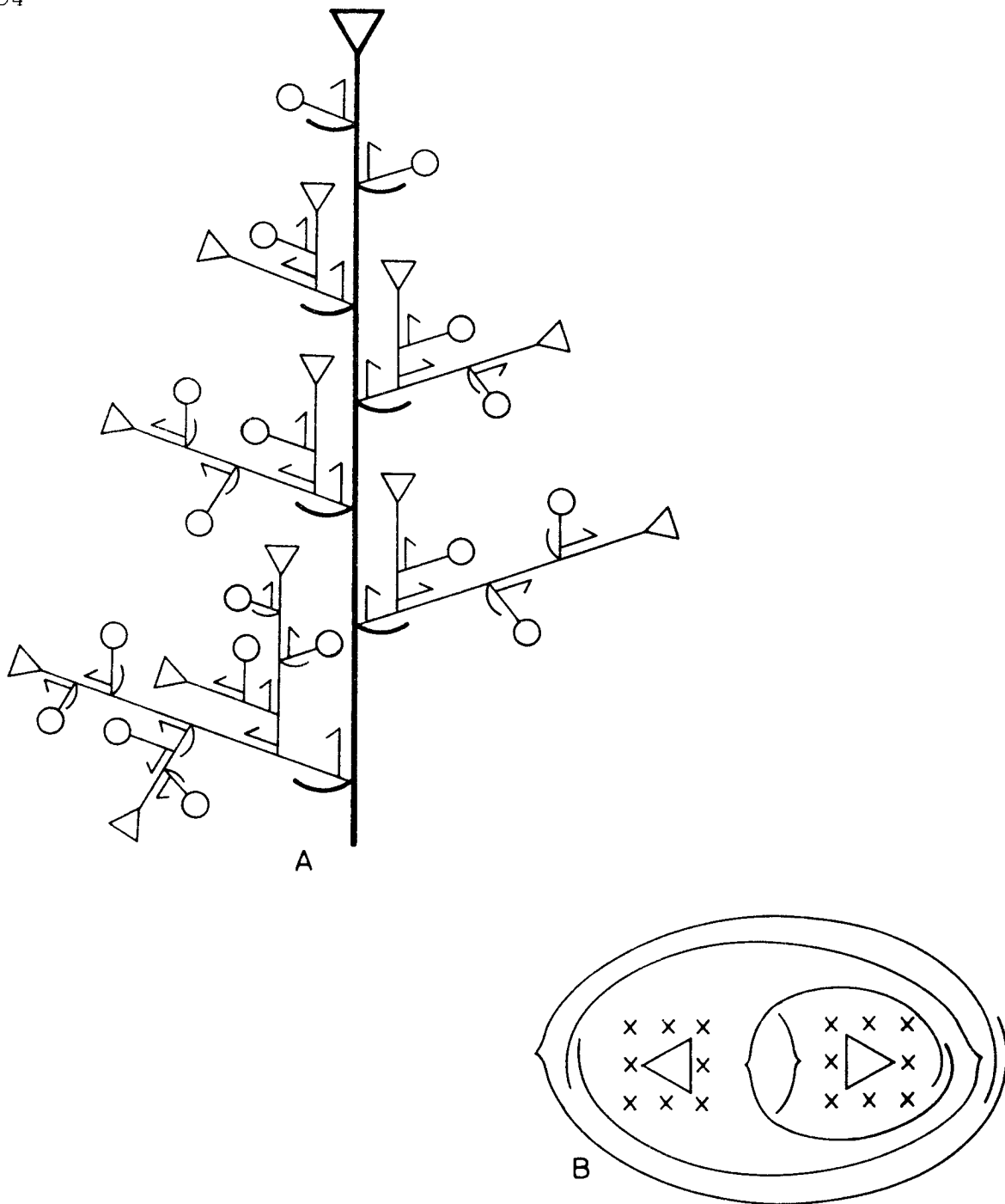


FIG. 8.12.23

*Tetrariopsis octandra* C.B. Clarke -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: apikaal deel van een aartje met glumae 3-6 en bloemetjes 3-4, bovenzicht. (A-B: Coveny 8160, P).



## 12.9b. Tetrariopsis C.B. Clarke

---

### 1. Taxonomie

Type: T. octandra (Nees) C.B. Clarke

De argumenten die tot de oprichting van dit monotypisch genus hebben geleid (CLARKE 1904: 81 & 1908a: 45), worden besproken bij de Tetraria-taxonomie, evenals de kritiek die daarop werd geformuleerd door KÜKENTHAL (1931: 192-193 & 1940b: 201-202, 242).

Om een vergelijking tussen Tetrariopsis en zijn nauwe verwant Tetraria toe te laten, is dit eerste genus hier afzonderlijk behandeld, net zoals is gebeurd voor Epischoenus, Cyathocoma en Neesenbeckia (tabel 8.12.3).

In zijn revisie plaatste KÜKENTHAL (1940b: 242) de enige soort in dezelfde sectio als de typesoort van Tetraria. Deze typesoort is nl. een van de meest variabele in het hele genus en laat daarom ook makkelijk enigszins van het gewone bouwplan afwijkende soorten, zoals hier het geval is met Tetrariopsis octandra (Nees) C.B. Clarke, in haar nabijheid toe. Van deze soort heeft KÜKENTHAL (1940b: 197) de voor Tetraria ongewone vorm van het rizoom opgemerkt, nl. gestrekt met moniliforme verdikkingen.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Tetrariopsis octandra (Nees) C.B. Clarke

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.23)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae hebben een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP; de profyllen zijn alle goed ontwikkeld.

- Een aartje bestaat uit 6 distiche glumae, die vrij makkelijk en zuiver van de rachilla lossen, waardoor de internodia mooi zichtbaar komen; de grootste glumae 3 en 4 axillieren resp. een 2sl en een funktioneel m bloemetje, dat telkens door de hogere gluma wordt omhuld.
- Een 2sl bloemetje is opgebouwd uit 4+4 meeldraden zonder glumellae, en een vierkantig vruchtje waarop een sterk verdikte, blijvende stijlbasis en een afvallende stijlrest met 4 stijltakken.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: nog niet bestudeerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 139).
- METCALFE (1971: 248-250, fig. 33, sub Elynanthus octandrus Nees & 517-518, fig. 65).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- S.T. Blake 20866, ibid. (BRI)
- R. Coveny 8160, Australië (P)
- F. von Mueller s.n., 1879, ibid. (K)

### 3. Aanvullende gegevens

A. Bloemgestel:

- KÜKENTHAL (1940b: 242) vermeldt enige afwijkende vormen voor deze soort, zoals bloemetjes met 4 meeldraden, twee fertiele bloemetjes per aartje, een aartje met het laagste bloemetje funktioneel m en het hoogste funktioneel 2sl. Eigenlijk versmallen deze afwijkende vormen het reeds niet zo brede onderscheid tussen Tetrariopsis en Tetraria.

B. Embryo: —

C. Vegetatieve anatomie:

- Deze soort wordt door METCALFE (l.c.) tweemaal beschreven, eens onder Elynanthus, en eens onder Tetrariopsis: "there has been considerable confusion between Elynanthus, Carpha, Tetraria and Tetrariopsis" (METCALFE 1971: 250), dit citaat kon dus niet beter worden geïllustreerd. Beide beschrijvingen stemmen in hoge mate overeen, en telkens wordt gewezen op de axiaal verlengde chlorenchymcellen, zo kenmerkend voor o.a. Tetraria.

#### 4. Bespreking

Dit monotypische genus is opgericht om een soort onder te brengen die van Tetraria afweek door 1) de spiralige plaatsing van de glumae in de rolronde aartjes, 2) de omgekeerde geslachtsverdeling in de bloemetjes (2sl onderaan, m bovenaan), 3) de 4-tallige bloemetjes. Er blijkt nu dat het eerste kenmerk niet helemaal korrekt is beschreven, en dat al die kenmerken eigenlijk ook binnen Tetraria zijn waargenomen, als variaties of zelfs als soortsgelijken.

Ondanks het ontbreken van embryografische gegevens is hier besloten om dit genus niet als zodanig te erkennen, en om het op te nemen in Tetraria, gewoon omdat geen differentiërende kenmerken kunnen worden aangegeven.

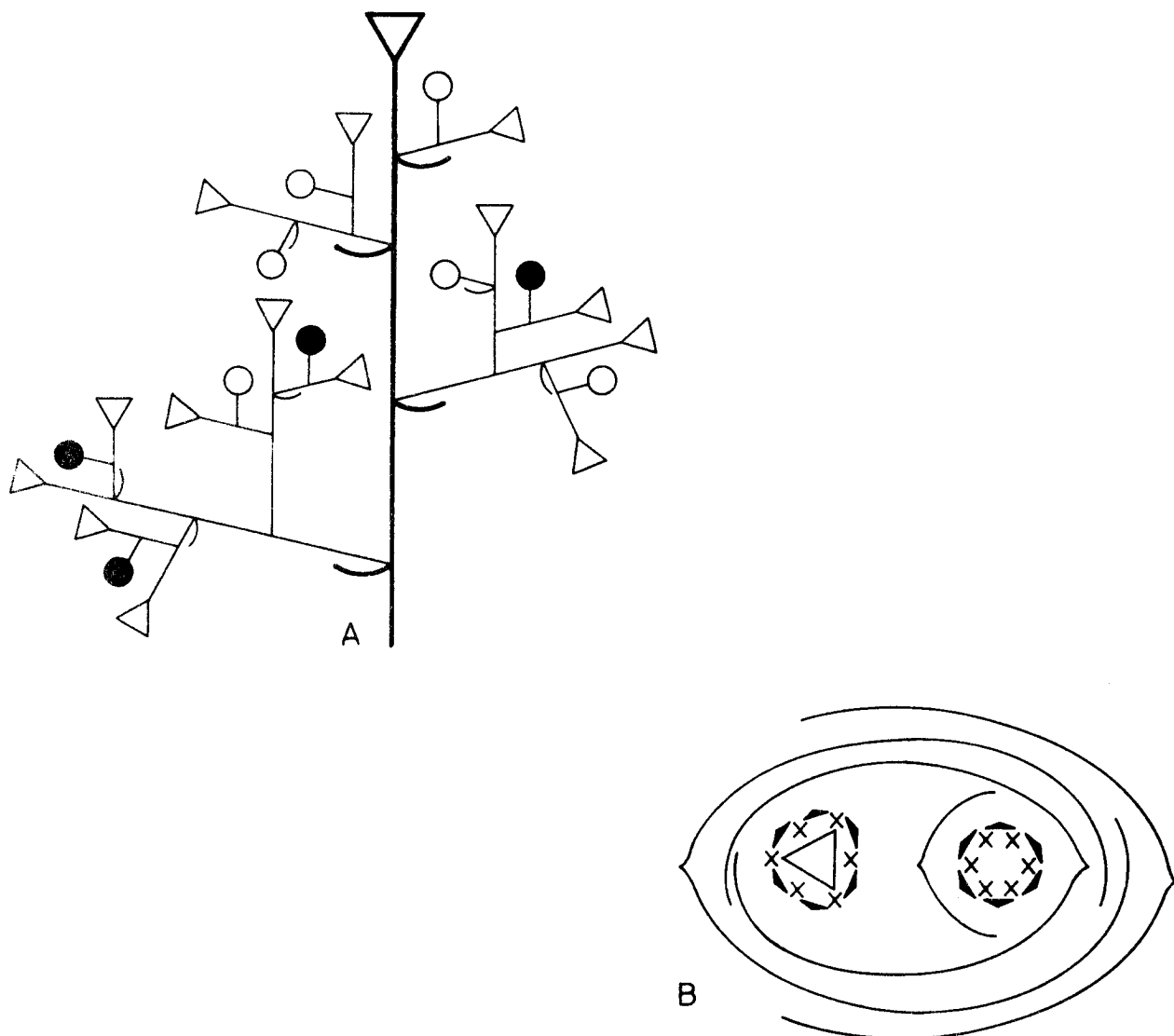


FIG. 8.12.24

*Cyathocoma hexandra* (Nees) Goetgh., comb. nov. provis. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: terminaal aartje, bovenzicht. (A-B: Garside 1638, K).

## 12.10. Cyathocoma Nees

---

### 1. Taxonomie

Type: C. ecklonii Nees

Aangezien dit punt reeds uitvoerig is behandeld bij de Tetraria-taxonomie, onder de tot nu toe meer bekende naam Macrochaetium, wordt deze eerder verwarde historie niet herhaald. Alleen nog even dit, kort samengevat: Cyathocoma is ontegensprekelijk een dichte verwant van Tetraria, maar wijkt ervan af door enkele in deze groep niet bijzonder zwaarwegende kenmerken (tabel 8.12.3).

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Cyathocoma hexandra (Nees) Goetgh., comb. nov. provis.

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.24)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae hebben een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP; profyllen ontbreken totaal.
- Een aartje is opgebouwd uit 4 glumae, die spiralig (= wellicht spirodistich) staan ingeplant; de grootste glumae 2 en 3 axilleren resp. een 2sl en een m bloemetje, telkens door de hogere gluma omhuld.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 basaal vergroeide glumellae, 3+3 meeldraden, en een trimeer gynoecium; de stijlbasis is konisch verdikt, ruw behaard en blijvend.

Besluit: Rhynchospora-type.

##### B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 142-143, sub Ideleria).
- METCALFE (1971: 366-369, fig. 51 p.p.).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- V. Garside 1638, Zuid-Afrika (K)
- R.A. Haynes 679, ibid. (PRE)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- In een 2sl bloemetje lijken de 3+3 glumellae zich precies tussen de 3+3 meeldraden te bevinden, tenminste bovenaan, waar de borstelhaarvormige toppen in de gleuven tussen de antherae passen. Aan de basis is de situatie niet meer zo duidelijk, maar vermoedelijk axilleert elke glumella een meeldraad, wat de normale positie zou zijn.
- De geslachtsverdeling over de twee bloemetjes was in alle door mij bestudeerde aartjes dezelfde: het 2sl bloemetje onder het m bloemetje. LEVYNS (1947c: 80) vermeldt echter ook de omgekeerde verhouding, en die zou even frekwent zijn als de eerst vermelde, dit in tegenstelling tot wat zowel CLARKE (1898: 291 & 1909: t. 81) en KÜKENTHAL (1940b: 243) beschrijven.

## B. Embryo: —

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 369) vond een zekere overeenkomst met Tetraria, maar andere waarnemingen i.v.m. de siliciumafzettingen wijzen eerder op een bijzondere status. Verder onderzoek lijkt aangewezen.

## 4. Bespreking

Hier worden we gekonfronteerd met een quasi identieke situatie als bij Epischoenus, zij het dan dat de verschillen met Tetraria hier eigenlijk nog kleiner zijn: een geringer aantal glumae per aartje, de "spiralig" (= spirodistich) geplaatste glumae, een vaak (!) omgekeerde geslachtsverdeling over de bloemetjes, en de basale membraneuze vergroeiing van de glumellae. Omdat ook hier de belangrijke embryografische gegevens ontbreken, nemen we een voorzichtige houding aan en wordt Cyathocoma voorlopig als genus behouden. Op de merkwaardige glumellaevergroeing had reeds NEES (1834a: 300) gewezen, bij de generische beschrijving: "perigynium membraneaceum, margine in setas sex capillares excurrentes".

Interessant is wel het feit dat KÜKENTHAL (1940b: 243-244) in zijn Tetraria-revisie de typesoort van Macrochaetium als T. hexandra (Nees) Kük. in de onmiddellijke nabijheid van T. thuarii P. Beauv., de typesoort van Tetraria plaatst. Dat heeft natuurlijk alles te maken met de foutieve interpretatie van deze laatste soort door CLARKE (1898: 289), die blijkbaar door KÜKENTHAL is overgenomen, en waar LEVYNS (1947c: 74-78) later heeft op gewezen: deze "T. thuarii" is een andere soort, nl. Cyathocoma ecklonii (Nees) Goetgh., comb. nov. provis., die wel degelijk verwant is met C. hexandra.

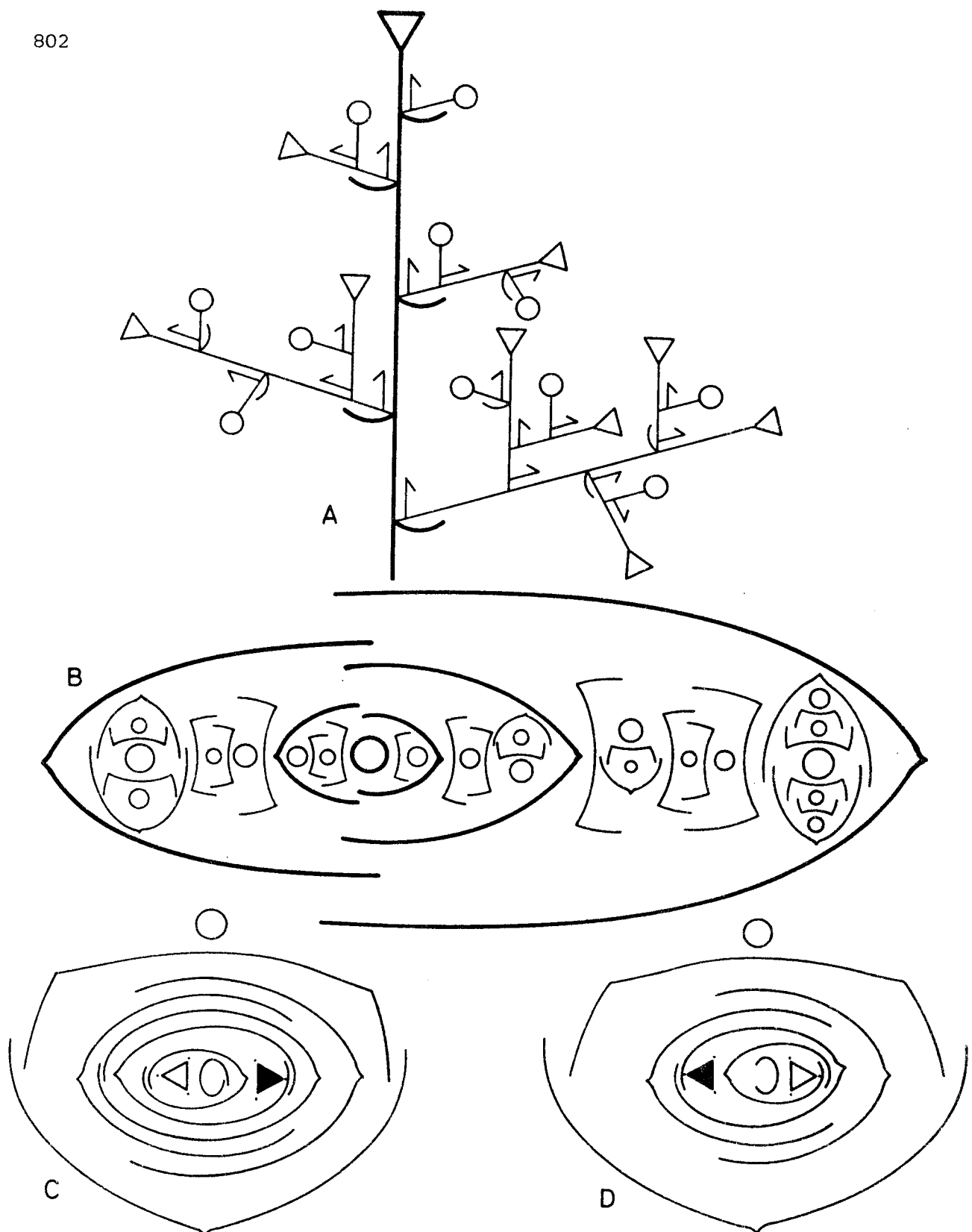


FIG. 8.12.25

*Neesenbeckia punctoria* (Vahl) Levyns -A: bloemgestel, zijzicht. -B: id., bovenzicht. -C-D: laterale aartjes, bovenzicht. (A-D: Taylor 9873, GENT).



## 12.11. Neesenbeckia Levyns

## 1. Taxonomie

Type: N. punctoria (Vahl) Levyns

De belangrijkste gegevens hieromtrent zijn reeds vermeld onder de Tetraria-taxonomie, we kunnen dus naar dat punt verwijzen (genus 12.9). Een kleine toevoeging is misschien interessant, nl. over de behandeling die dit taxon bij KÜKENTHAL (1940b: 229-230, 241) krijgt. Het blijkt dat de drie min of meer gekende soorten daar alle in Tetraria zijn opgenomen, twee dicht bijeen gezet (als T. punctoria (Vahl) C.B. Clarke en T. capitata Kük.) en de derde in een andere sectie (als T. macowanii C.B. Clarke). Voordien had KÜKENTHAL (1931: 193) ze nochtans alle drie samen in een sectie Buekia (Nees) C.B. Clarke ondergebracht, samen met de typesoort van Tetrariopsis (als Tetraria octandra (Nees) Kük.), verenigd op grond van het aantal stijltakken (6-8, resp. 4), en zelfs in zijn revisie wordt erop gewezen dat Tetraria macowanii en T. punctoria als enige soorten 6 of 8 stijltakken (verdubbeling!) kunnen vertonen (KÜKENTHAL 1940b: 196).

## 2. Gegevens per soort

1) Neesenbeckia punctoria (Vahl) Levyns

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.25)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een verdicht NVP; de bracteae hebben een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP; profyllen zijn aanwezig en vrij goed ontwikkeld.
- Een aartje is opgebouwd uit 5-6 distiche glumae (zie echter Aanvullende gegevens); de grootste glumae 2 en 3, of 3 en 4, met resp. een funktioneel m en een 2sl bloemetje, telkens omhuld door de hogere gluma.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 glumellae, waarvan die van de buitenste krans elk een meeldraad axillieren; het gynoecium is trimeer, de stijlbasis is sterk verdikt, glad en blijvend, stijltakken steeds 6.

Besluit: Rhynchospora-type.

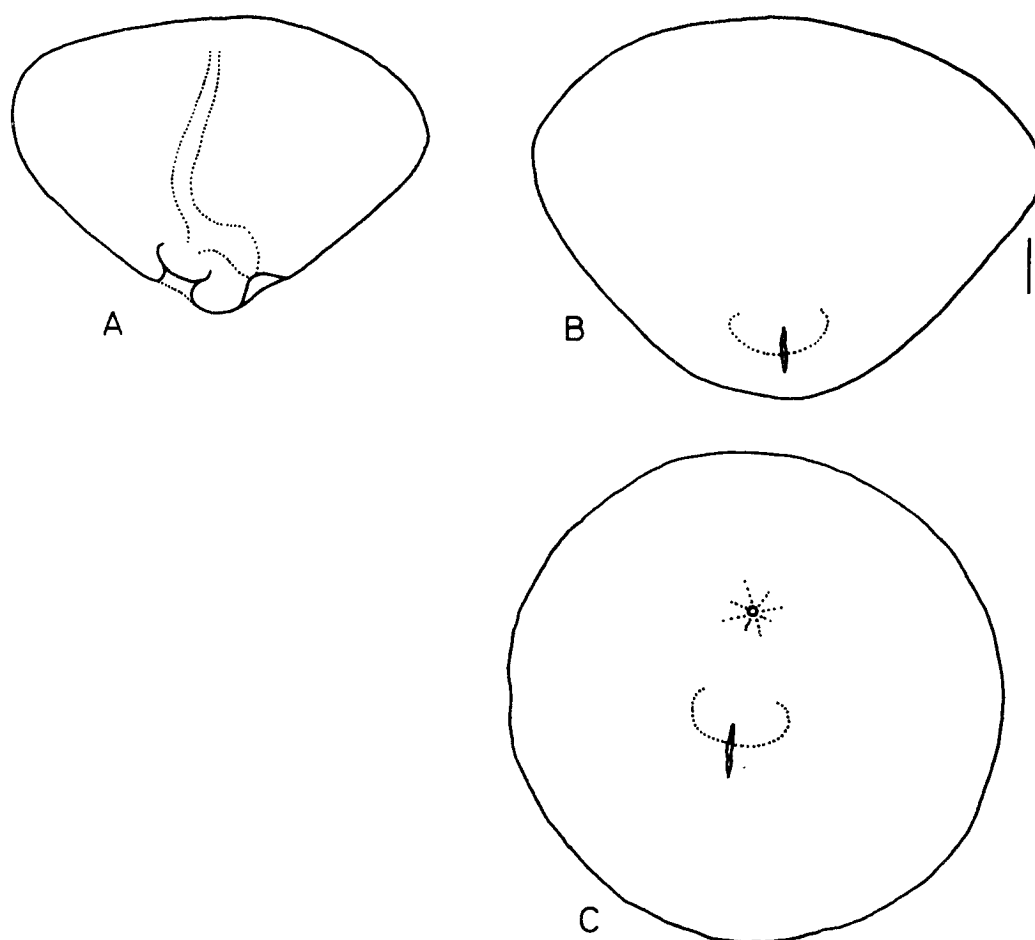


FIG. 8.12.26

Neesenbeckia punctoria (Vahl) Levyns -A: embryo, sagittaal. -B: id., frontaal. -C: id., basaal. (A-C: Taylor 9873, GENT).

## B. Embryo: (FIG. 8.12.26)

- De omtrek is breed tolvormig, met sterk afgeronde hoeken.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, schuin lateraal.
  - wk is vrij goed ontwikkeld, ingezonken, schuin lateraal.
- Frontaal: - ks is smal spleetvormig, schuin lateraal zichtbaar, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, vrij goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PEISL (1957: 174-176).
- METCALFE (1971: 392-394, fig. 54 p.p.)

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Drège 160b, Zuid-Afrika (P)
- J.P. Stokoe 66606, ibid. (P)
- H.C. Taylor 3407, ibid. (K, PRE)
- H.C. Taylor 8121, ibid. (PRE)
- H.C. Taylor 9873, ibid. (GENT)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- De meeste auteurs, zoals CLARKE (1898: 277), KÜKENTHAL (1931: 193 & 1940b: 241) en LEVYNS (1947c: 74) vermelden spiralig geplaatste of tenminste niet duidelijk distiche glumae voor dit genus. Zelf meen ik evenwel dat deze glumae duidelijk distich zijn geplaatst, maar meestal met uitzondering van het laagste kafje, dat daarenboven een zeer lange naaldvormig verlengde middennerf bezit. Zoals reeds herhaaldelijk gesuggereerd kan dit laagste kafje beter als een lege bractea van een niet ontwikkeld aartje worden beschouwd.

#### B. Embryo:

- Inzake type en vorm benadert dit embryo zeer dicht dat van Tetraria. Het lijkt me aangewezen om ook de embryo's te bestuderen van Tetraria macowanii en T. capitata, die door KÜKENTHAL (1931: 193) als dichte verwanten van deze soort hier werden gezien. Van beide soorten had ik resp. lege en geen vruchtjes ter beschikking.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- Bij de bespreking van dit genus door METCALFE (1971: 394) worden noch opvallende verschillen noch opvallende gelijkenissen met Tetraria vermeld, d.w.z. geen woord over opmerkelijk gevormde siliciumafzettingen, evenmin iets over axiaal gestrekte chlorenchymcellen in het blad.

#### 4. Bespreking

Ook voor dit genus kan men zich afvragen of het verantwoord is om het uit Tetraria te isoleren. De verschillen zijn nl. gering te noemen: 1) de gereduceerde bladeren, waarvan meestal slechts een enkele een rolronde lamina heeft ontwikkeld, 2) de zogezegd niet distiche glumae, 3) de voor Tetraria ongewoon lange glumellae, 4) de zeer lange stijl met 6 takken.

De niet duidelijk distiche plaatsing van de glumae is reeds verklaard door de aanwezigheid van een lege bractea die zich inderdaad niet op de te verwachten positie voor distichie bevindt, maar meestal dwars erop. Maar ook de andere differentiërende kenmerken vervagen, wanneer we de twee mogelijk in Neesenbeckia op te nemen Tetraria-soorten bekijken. Bij T. capitata bezitten de bovenste twee bladeren een goed ontwikkelde rolronde lamina, en T. macowanii heeft gewone, basale bladeren met lamina. Bij deze laatste soort zijn 6 meeldraden aanwezig in het bloemetje, bedraagt het aantal stijltakken 6-8, en is het vruchtje bij rijpheid omringd door 11-14 korte glumellae. Dit zijn allemaal kenmerken die in Tetraria niet ontbreken, behalve de komplette verdubbeling van het aantal stijltakken.

Toch lijkt het me nog aangewezen om Neesenbeckia als afzonderlijk genus te behouden, tenminste zolang Tetraria zelf nog onvoldoende is gekend. Eenmaal de volle variatiebreedte van alle soorten uit dit bijzonder moeilijk te vatten genus zal zijn gekend, dan pas kunnen beslissingen als insluiting of afscheiding met kennis van zaken worden doorgevoerd (tabel 8.12.3).



## 12.12. Epischoenus C.B. Clarke

---

### 1. Taxonomie

Type: Epischoenus quadrangularis C.B. Clarke

Historiek, affiniteiten binnen de Schoeneae en differentiërende kenmerken t.o.v. de dicht verwante genera zijn behandeld onder Tetraria-taxonomie (genus 12.9).

Uit de revisie door LEVYNS (1959) blijkt dat de toen bekende 8 soorten in veel opzichten goed op elkaar lijken, behalve E. cernuus Levyns, die, zoals reeds hoger vermeld, een veel minder duidelijk verlengd en verdikt bovenste rachilla-internodium vertoont, en zo de brug legt naar Tetraria.

KÜKENTHAL (1940b: 196) heeft het gestrekte rachilla-internodium bij E. quadrangularis (Böck.) C.B. Clarke en E. dregeanus (Böck.) Levyns (beide sub Tetraria) wel goed waargenomen, en ook de afvallende stijlbasis bij de eerste soort, maar houdt niettemin beide soorten binnen zijn Tetraria s.l., de eerste als "Grenzart" in een subgenus Epischoenus (C.B. Clarke) Kükenthal, de tweede in een subgenus Elynanthus (Nees) Kük. (sic!), waarover meer onder Tetraria-taxonomie (tabel 8.12.3).

### 2. Algemene gegevens

#### A. Bloemgestel:

- De hoofdas is vertakt volgens een open tot verdicht NVP; de bracteae bezitten een gesloten bladschede (soms zeer kort).
- De zijassen vertakken volgens een PVP, of een gemengd PVP-NVP; profyllen zijn niet aanwezig.
- Het aartje is opgebouwd uit c. 5-15 distiche glumae, waarvan de bovenste glumae 1-2 m bloemetjes en 1 2sl bloemetje axilleren, telkens omhuld door de hogere gluma; het bovenste internodium (boven het 2sl bloemetje) is verdikt en gestrekt.

- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden, zonder (of met zeer rudimentaire) glumellae, en een trimeer gynoe-cium, zonder blijvende stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: nog niet bestudeerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 136).
- METCALFE (1971: 251-254, fig. 33).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- E. adnatus Levyns:  
E. Esterhuysen 15222, Zuid-Afrika (K)  
H.C. Taylor 8311, ibid. (PRE)
- E. cernuus Levyns:  
E. Esterhuysen 11907, Zuid-Afrika (PRE)  
E. Esterhuysen 16515, ibid. (K)  
R.A. Haynes 778, ibid. (PRE)
- E. complanatus Levyns:  
E. Esterhuysen 17776, Zuid-Afrika (PRE)  
E. Esterhuysen 32692, ibid. (PRE)
- E. gracilis (Turrill) Levyns:  
E. Esterhuysen 11812, Zuid-Afrika (K)  
E. Esterhuysen 13798, ibid. (PRE)  
E. Esterhuysen 19883, ibid. (K)
- E. quadrangularis C.B. Clarke:  
E. Esterhuysen 16810, Zuid-Afrika (K)  
E. Esterhuysen 17013, ibid. (PRE)  
H.C. Taylor 4237, ibid. (PRE)
- E. villosus Levyns:  
E. Esterhuysen 32370, Zuid-Afrika (PRE)



## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- De andere genera met een (p.p.) gestrekte rachilla (zoals Morelotia, Ptilanthelium, Schoenus, Trianoptiles) bezitten aartjes met afvallende, zuiver van de rachilla loskomende glumae. Nergens heb ik dit kenmerk voor Epischoenus vermeld gezien bij LEVYNS (1941, 1947a & 1959); zelf had ik geen goed rijpe aartjes ter beschikking. Er moet dus nog even worden op gelet. Ook bij enige andere genera zonder verlengd rachilla-internodium (zoals Costularia, Oreobolus, Tetrariopsis, Tricostularia) lossen de glumae bij rijpheid met een zuiver scheurvlak van de rachilla. De taxonomische waarde van dit kenmerk is wat onduidelijk, vooreerst omdat het voorkomen ervan niet met zekerheid is gekend (bij gebrek aan rijpe aartjes van diverse genera), en ten tweede omdat ook voor dit kenmerk geen duidelijke correlatie met andere kenmerken is waargenomen (wat helaas meestal het geval is bij de Schoeneae).

## B. Embryo: —

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 253-254) beschrijft een bijzonder type siliciumafzettingen, en ook nog korte cellen van het Poaceae-type bij dit genus. Beide structuren komen verder verspreid voor binnen de Cyperaceae, de eerste bij de Schoeneae, Arthrostylideae maar ook (zeldzaam!) bij de Hypolytreae en Fuireneae, de tweede echter exclusief bij de Schoeneae.

## 4. Bespreking

Oorspronkelijk monotypisch was dit genus gebaseerd op een enkele soort die door CLARKE (1898: 273-274) uit Schoenus werd weggehaald, omwille van de verschillende geslachtsverdeling, en het ene verlengde internodium boven de vruchtjes. Toch hield CLARKE (l.c.) dit genus in de buurt van Schoenus, vooral onder de indruk van het verlengde internodium en de afvallende stijl-basis. Dit is evenwel helemaal niet exclusief voor Schoenus; zoals reeds aangetoond bij de Aanvullende gegevens bezitten diverse Schoeneae een verlengd (bovenste) rachilla-internodium. De aanwezigheid in Zuid-Afrika van een nauw met Schoenus verwant genus zou trouwens verbazing wekken, gezien de concentratie aan Schoenus-diversiteit en -soorten in Australië, en de aanwezigheid in Zuid-Afrika van slechts één -kosmopolitische- Schoenus-soort.

De affiniteit met Tetraria, die door LEVYNS (1959: 80) wordt gesteld, lijkt me veel aannemelijker, vooral door het opduiken van een overgangsoort, E. cernuus Levyns. Deze heeft een weinig gestrekt en bijna niet verdikt hoogste rachilla-internodium. Ook habitueel lijken beide genera op elkaar, ten bewijze waarvan we kunnen wijzen op drie Epischoenus-soorten die voorheen in Tetraria waren beschreven of gekombineerd.

Door het nog ontbreken van de belangrijke embryografische gegevens is een belangrijk criterium voor generische begrenzing nog onbekend. Niettemin kunnen we Epischoenus binnen de Tetraria-groep vrij eenvoudig herkennen a.h.v. volgende combinatie: 1) bovenste rachilla-internodium gestrekt, 2) glumellae ontbrekend, 3) bloemetjes volledig 3-tallig, 4) stijlbasis niet verdikt, afvallend.

## 12.13. Costularia C.B. Clarke

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: C. natalensis C.B. Clarke (lectotypifikatie hier)

Uit de drie door CLARKE (1898: 274-275) beschreven soorten kan eigenlijk alleen deze soort als type worden gekozen. Een tweede soort, C. baroni C.B. Clarke wordt slechts incidenteel vermeld, voorzien van een korte, differentiërende diagnose; de derde soort, C. brevicaulis C.B. Clarke is gebaseerd op enkele weliswaar goed rijpe planten, maar die slechts twijfelachtig tot dit genus zijn terug te voeren: "it is nevertheless difficult to find a genus for them". Later is deze soort trouwens naar Tetraria overgebracht (LEVYNS 1947c: 82).

Dit is opnieuw een van de vele rhynchosporoïde genera, die lange tijd slecht zijn begrepen, door onduidelijke afgrenzing t.o.v. verwante of gelijkende genera. Slechts na KÜKENTHAL (1939a & 1939b) is de zaak wat helderder geworden, en het is tenslotte RAYNAL (1974b), die met zijn werkelijk meesterlijke analyse van dit genus op Nieuw-Caledonië, waar a.h.w. de sleutel lag, voor de ontraadseling heeft gezorgd. Waar vroeger vaak twee genera werden onderscheiden, Costularia s.s. en Lophoschoenus Stapf, blijkt nu dat Costularia in de brede zin moet worden opgevat, en hoogstens in 2 subgenera kan worden verdeeld, hoewel zelfs die wat artificieel lijken; het blijft in ieder geval een voorlopige indeling, gezien het genus niet als geheel (d.w.z. inclusief de extra-Nieuwcaledonische soorten) was bestudeerd. Een derde subgenus, door KÜKENTHAL (1939a: 22) beschreven, wordt door RAYNAL (1974b: 374-376), goed geargumenteed, opgeheven en met het subgenus Costularia verenigd, dat hierdoor alle soorten met distiche bladstand omvat. Een gedetailleerde, en tevens interessante bespreking is te vinden bij KÜKENTHAL (1939a: 18-20) en RAYNAL (1974b: 337-340).

De meeste auteurs hebben dit genus in verband gebracht met Tetraria, waar het technisch gezien wel op lijkt. CLARKE (1897: 150) ziet verschillen in de bouw van het laagste bloemetje. KÜKENTHAL (1940b: 200) maakt een onderscheid op grond van de plaatsing van de glumae, de vorm van de glumellae, antherae, stijlbasis en vrucht. KOYAMA (1961: 74) heeft beide genera verenigd omdat de naar zijn mening lichte verschillen in plaatsing

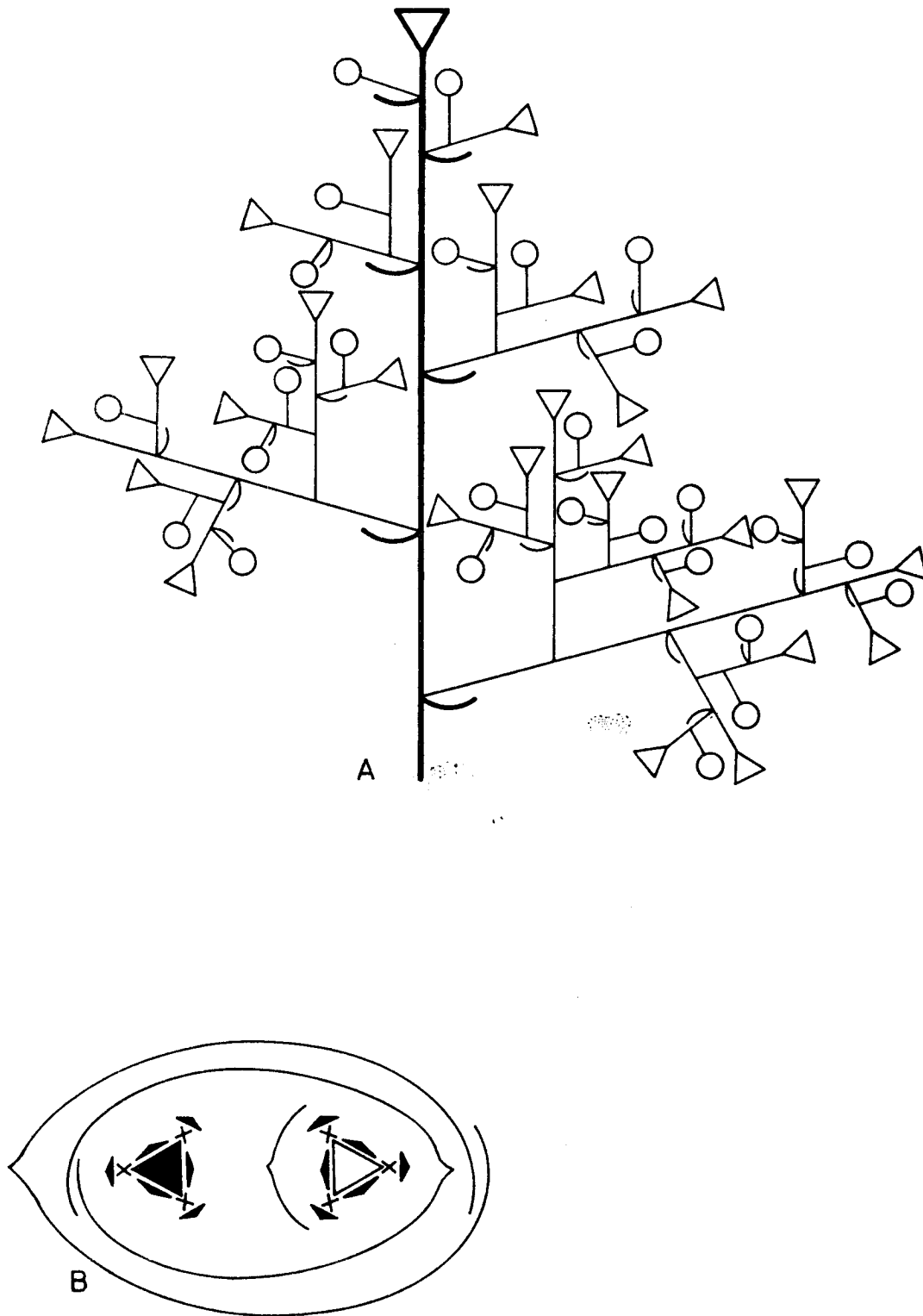


FIG. 8.12.27

*C. pilisepala* (Steud.) Kern -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: apikaal deel van een aartje met glumae 8-10 en bloemetjes 8-9, bovenzicht. (A-B: Collenette 21622, L).

van de glumae, de lengte van de glumellae en de vorm van de vruchtjes een onderscheid op generisch niveau niet verantwoord maken. GUILLAUMIN (1938: 38) onderscheidt Lophoschoenus van Costularia door de distiche glumae (onduidelijk distich bij Costularia), en van Schoenus door de korte internodia van de rachilla tussen de bloemetjes (verlengde internodia bij Schoenus). HOOPER (1973: 864) daarentegen houdt Lophoschoenus gescheiden van Costularia, omwille van de spiralig geplaatste glumae van de eerste (!), Costularia zelf wordt onderscheiden van Tetralia, door de meestal (!) langere glumellae en de ruwe stijlbasis. STAPF (in STAPF & TURRILL 1914: 179) anderzijds differentieert zijn genus Lophoschoenus van Schoenus op grond van verschillen in het bloemgestel, bouw van de aartjes, de rachilla en de glumellae.

## 2. Bespreking per soort

### 1) Costularia (Lophoschoenus) comosa (C.B. Clarke) Kük.

#### A. Bloemgestel:

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP, de bracteae bezitten een gesloten bladschede, profyllen ontbreken.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP, ook daar ontbreken profyllen.
- De aartjes bestaan uit een 10-tal distiche glumae, die zuiver van de rachilla lossen.
- De grootste gluma 8 axilleert een functioneel m bloemetje, gluma 9 een 2sl bloemetje, telkens omhuld door de hogere gluma.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden met glumella en nog 3 supplementaire glumellae (de glumellae zijn geveerd), en verder een trimeer gynoecium, met iets verdikte en blijvende stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

#### B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- RAYNAL (1974b: 349-352, pl. 4,5).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

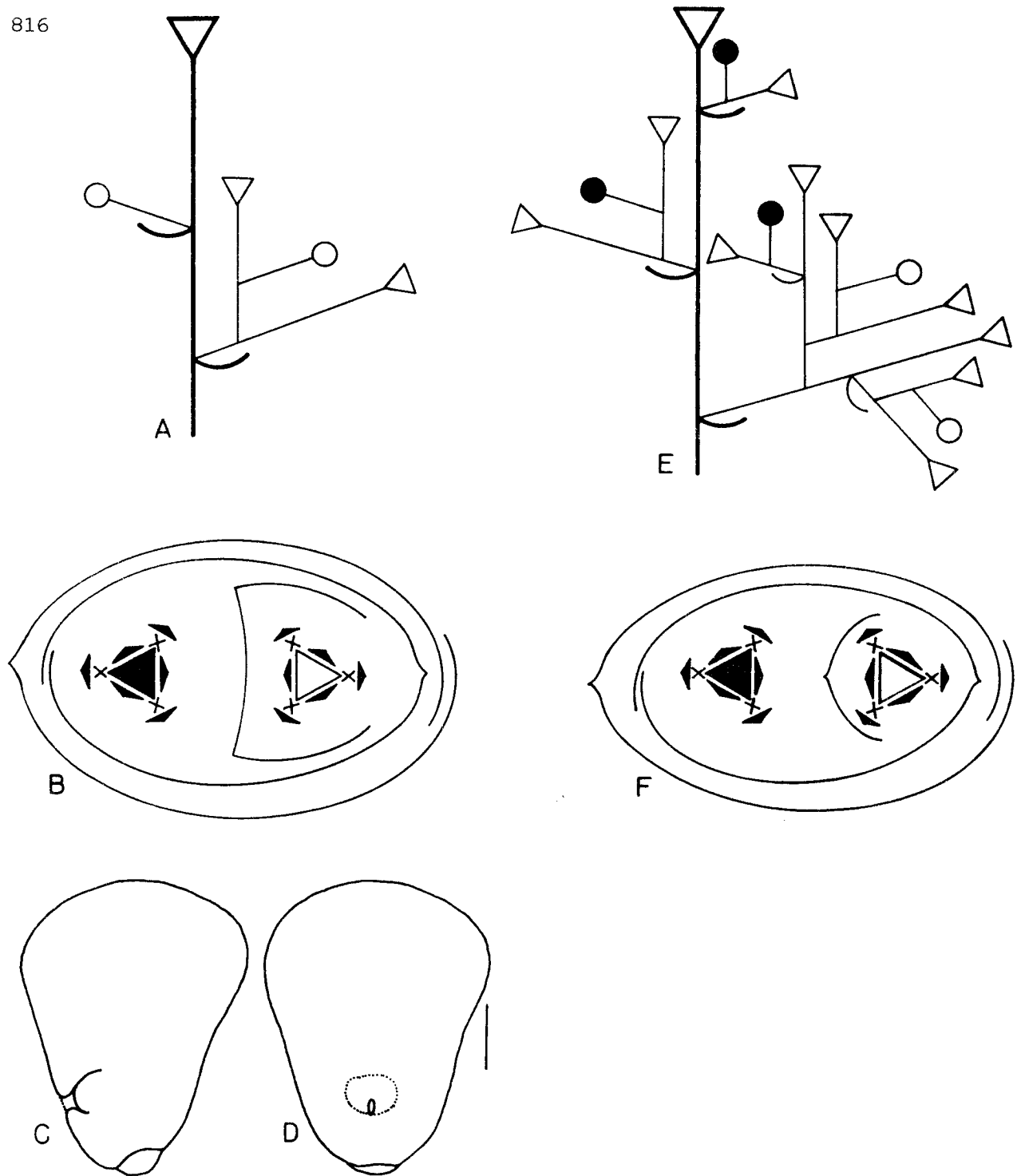


FIG. 8.12.28

*Costularia natalensis* C.B. Clarke —A: deelbloemgestel, zijzicht. —B: apikaal deel van een aartje met glumae 5-7 en bloemetjes 5-6, bovenzicht. —C: embryo, sagittaal. —D: id., frontaal. (A-B: Werdermann & Oberdieck 2137, WAG; C-D: naar VANHECKE 1970: fig. 44).

*C. xyridoides* (Dän.) Kük. —E: deelbloemgestel, zijzicht. —F: apikaal deel van een aartje, met glumae 8-10 en bloemetjes 8-9. (E-F: Mc Kee 3225, L).

## D. Bestudeerd materiaal:

- Deplanche 542, Nieuw-Caledonië (L)
- M.R. Germain s.n., 1874-1876, ibid. (P)

2) Costularia (Lophoschoenus) pilisepala (Steud.) Kern

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.27)(\*A)

- Zoals bij C. comosa.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 172-179, fig. 26).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- M.S. Clemens 32627, Borneo (L)
- S. Collenette 21622, ibid. (L)

3) Costularia (Costularia) natalensis C.B. Clarke

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.28)(\*A)

- Zoals bij C. comosa, maar de aartjes zijn opgebouwd uit 7 glumae, gluma 6 is de grootste en axilleert een 2sl bloemetje, gluma 5 een funktioneel m bloemetje.
- De 6 glumellae liggen net voor de anthesis telkens links en rechts in de laterale gleuven van de antherae.
- De bovenste gluma 7 is profylloïd gebouwd, te verklaren door de verdrukte positie tussen beide bloemetjes met goed ontwikkelde antherae.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VANHECKE 1970: 37, fig. 44) (FIG. 8.12.28)

- De omtrek is obovaal met lichtjes ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is matig ontwikkeld, lateraal;  
                  - wk is goed ontwikkeld, (sub)basaal.
- Frontaal: - ks is smal ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, matig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 172-179, fig. 25).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- L.J. Brass 16740, Malawi (K)
- Werdermann & Oberdieck 2137, Zuid-Afrika (WAG)

#### 4) Costularia (Costularia) xyridioides (Dän.) Kük.

A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.28)

- Zoals bij C. comosa.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie:

- RAYNAL (1974b: 349-352, pl. 5,4).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- H.S. Mc Kee 3225, Nieuw-Caledonië (L)



## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Om nog even aan te tonen dat de structuur van bloemgestellen niet nauwkeurig wordt geanalyseerd, wordt geciteerd uit RAYNAL (1974b: 353): "Le schéma général de l'inflorescence est constant et classique: panicule composée étagée, chaque bractée primaire axillant en général plusieurs rameaux secondaires; les ramifications ultimes portent les épillets". Als uitwendig morfologische beschrijving voldoet dit zeker, maar dit soort noteringen betekent toch een verlies aan informatie, omdat men over de structuur, de werkelijke opbouw van het bloemgestel in het ongewisse blijft; ook het belangrijke kenmerk van de al of niet ontwikkeling van de profyllen blijft zo onbekend.
- Ook hier, net als bij Tetraria, is er een soort die problemen heeft opgeleverd, nl. Costularia brevicaulis C.B. Clarke, oorspronkelijk als nom. nud. gepubliceerd in Tetraria (CLARKE 1894b: 659). Later komt CLARKE (1897: 150) tot de overtuiging dat het onderscheid tussen Costularia en Tetraria ligt in het geslacht van het laagste bloemetje, resp. zuiver m (met alleen meeldraden) en funktioneel m (met een gereduceerd gynoecium). In het materiaal van zijn soort vindt hij enkel zuiver m laagste bloemetjes en de beschrijving volgt dus in Costularia (CLARKE 1898: 274-275), alhoewel "it is nevertheless difficult to find a genus for them". KÜKENTHAL (1939b: 75) neemt deze mening over, zonder vermelding van enig probleem. LEVYNS (1947c: 82) echter vindt steeds een gereduceerd gynoecium in het laagste bloemetje, en in de originele beschrijving van de soort worden ook relatief korte glumellae ("2/3 the length of the nut") vermeld: zij plaatst dit taxon in Tetraria, als T. brevicaulis (Clarke) Levyns, nauw verwant met T. eximia C.B. Clarke en T. thermalis C.B. Clarke.

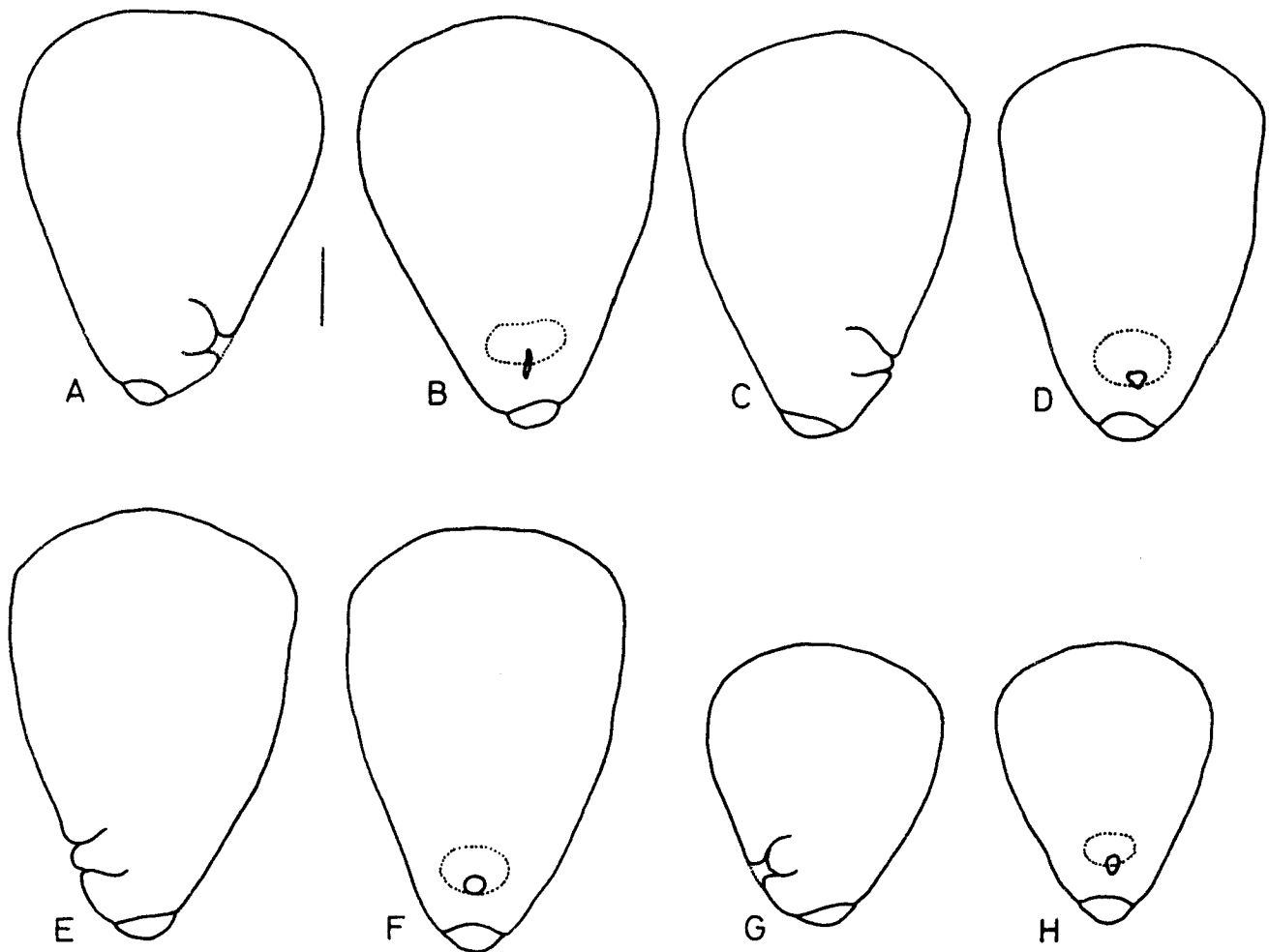


FIG. 8.12.29

*Costularia purpurea* Cherm. -A,C,E: embryo, sagittaal. -B,D,F: id., frontaal. (A-F: naar VANHECKE 1970: fig. 45).

*C. recurva* C.B. Clarke -G: embryo, sagittaal. -H: id., frontaal. (G-H: o.c.: fig. 43).

## B. Embryo: (FIG. 8.12.29)

- VANHECKE (1970: 37-41, fig. 43, 45 & 1974: 378-379, fig. 43, 45) heeft embryo's van nog twee andere, eveneens Afrikaans-Malagassische soorten uit het subgenus Costularia beschreven; deze wijken niet noemenswaardig af van het embryo van C. natalensis.

## C. Vegetatieve anatomie:

- Zoals reeds besproken onder Microdracoides, komt RAYNAL (1974b: 341-342) tot het m.i. terechte besluit dat twee soorten die KÜKENTHAL (1939a: 21) in zijn primitiefste subgenus Chamaedendron had geplaatst, eigenlijk aan de top van een evolutielijn binnen Costularia moeten worden gezien, omwille van hun sterk gespecialiseerde dendroïde habitus.
- Eveneens terecht zijn de taxonomische besluiten die zijn getrokken uit de absolute korrelatie, gevonden tussen de bladstand (tristich of distich) en de bladanatomie (met of zonder gedifferentieerde middennerfregio), daarbij rekening houdend met de niet absolute korrelatie (nl. 2 uitzonderingen) met een vruchtmorfologisch kenmerk (RAYNAL 1974b: 347-348, 357-358, 374-376).
- Van alle Nieuwcaledonische soorten zijn schematische dwarsdoorsneden van het blad afgebeeld bij RAYNAL (1974b: pl. 4-5); alle behoren tot het eucyperoïde type. Wel zijn er interessante verschillen inzake bouw van de middennerfregio vastgesteld tussen de soorten uit de twee subgenera die in dat werk worden erkend.

## 4. Bespreking

Dit genus is duidelijk meer homogeen dan Tetraria, de soorten zijn minder variabel, de infragenerische variabiliteit is gering, en satellietgenera zijn niet bekend.

De affiniteiten met Tetraria en de kenmerken waardoor beide genera worden uiteengehouden, zijn besproken bij dit laatste genus, en die gegevens worden hier dus niet herhaald (tabel 8.12.3).



## 12.14. Gahnia J., R. et G. Forst.

---

### 1. Taxonomie

Type: Gahnia procera J., R. et G. Forst.

In de revisie door KÜKENTHAL (1943a: 52-111) uitgevoerd, zijn enige nomenklatorische en taxonomische onnauwkeurigheden geslopen, waarbij BENL (1950) en KERN (1957) de nodige correcties hebben aangebracht: met als enige soort en dus typesoort G. procera J., R. et G. Forst. is dit genus valied gepubliceerd. De ongeveer 30 soorten van dit genus zijn vrij opvallend gekenmerkt door de filamenta die tijdens de vruchtzetting buitengewoon verlengen, vaak kleverig worden en op diverse wijzen het fel gekleurde vruchtje een tijdlang buiten de glumae vasthouden.

Herhaaldelijk zijn bepaalde opvallende soorten in monotypische genera beschreven of overgeplaatst zoals Didymonema filifolia Presl, Epiandra teretifolia Presl, Hexalepis scabrifolia Bock., Melachne sieberi Schrad. ex Schult. f., Psittacoschoenus erythrocarpus F. Muell. ex Bock., Syziganthus multiflorus (Steud.) Steud., allemaal weinig gefundeerd en overigens zelden of nooit aanvaard. Lampocarya R.Br. kreeg twee soorten mee, met L. aspera R.Br. als type (KERN 1957: 153); een derde soort is L. affinis Brongn., maar deze hoort in Morelotia, als nauwe verwant van M. gahniiformis Gaud.

De reeds genoemde zich merkwaardig gedragende filamenta en het vruchtverspreidingsmechanisme zijn grondig bestudeerd door BENL (1937 & 1940). De andere monograaf KÜKENTHAL (1943a) kwam blijkbaar bijzonder onder de indruk van deze studies, en verliet zijn oorspronkelijk ontwerp tot indeling van Gahnia om m.b.v. BENL's groepen (die niet voor taxonomisch gebruik waren bedoeld!) de soorten in een nieuw systeem onder te brengen.

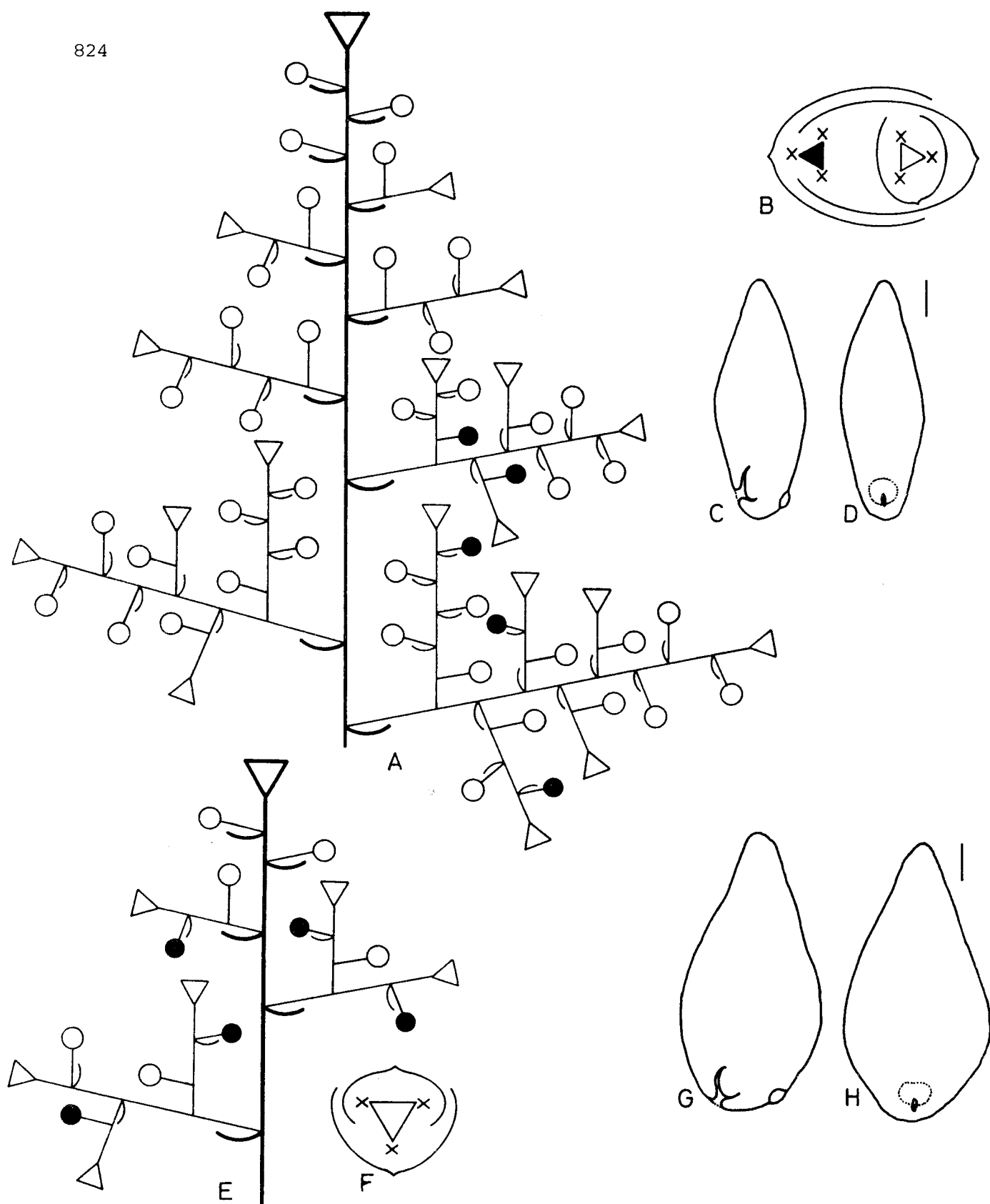


FIG. 8.12.30

*Gahnia baniensis* Benl -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: apikaal deel van een aartje, met glumae 6-8 en bloemetjes 6-7, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (A-B: Flenley 22, WAG; C-D: naar VANHECKE 1970: fig. 54).  
*G. lanigera* (R.Br.) Benth. -E: deelbloemgestel, zijzicht. -F: apikaal deel van een aartje, met glumae 6-7 en bloemetje 6, bovenzicht. (E-F: Symon 3149, WAG).  
*G. sieberiana* Kunth -G: embryo, sagittaal. -H: id., frontaal. (G-H: naar VANHECKE 1970: fig. 52).

## 2. Gegevens per soort

1) Gahnia baniensis Benl

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.30)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP, de bracteae hebben een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP, profyllen ontbreken echter volledig.
- Het aartje bestaat uit ca. 8 glumae, spiralig geplaatst, glumae 4 en 5 zijn de grootste; gluma 6 en 7 axillieren elk resp. een functioneel m en een 2sl bloemetje, telkens door de hogere gluma omhuld.
- Een 2sl bloemetje is opgebouwd uit 3 meeldraden zonder glumella, en een trimeer gynoecium, waarop een korte, weinig verdikte, licht ruwe stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: (VANHECKE 1974: 384, fig. 50) (FIG. 8.12.30)

- De omtrek is smal rhombisch.
- Sagittaal: - b1 is matig ontwikkeld, schuin lateraal;  
- wk is matig ontwikkeld, schuin lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, matig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- A.G. Alston 14419, Sumatra (L)
- Brooke 8720, Borneo (L)
- J.R. Flenley 22, Maleisië (WAG)

2) Gahnia beecheyi Mann

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij G. baniensis, maar het aartje heeft 6 glumae, glumae 1-4 zijn ongeveer alle even groot, gluma 5 is wat kleiner, gluma 6 is veel kleiner; gluma 4 axilleert een 2sl bloemetje, dat door gluma 5 wordt omhuld (zie Aanvullende gegevens9).

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Degener 17456, Hawaii (L)
- Degener 27368, ibid. (L)

3) Gahnia lanigera (R.Br.) Benth.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.30)

- Zoals bij G. baniensis, maar het aartje heeft 6-7 glumae, gluma 6 is (een van) de grootste gluma(e), en axilleert een 2sl bloemetje, dat door de kleine gluma 7 wordt omhuld.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- D.E. Symon 3149, Australië (WAG)



4) Gahnia setifolia (A. Rich.) Hook. f.

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij G. baniensis, maar het aartje heeft 5-7 glumae, die alle ongeveer even groot zijn; glumae 3 en 4, resp. 5 en 6 axilleren resp. een funktioneel m en 2sl bloemetje; een 2sl bloemetje heeft 4 meeldraden zonder glumellae, en een trimeer gynoecium.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- A.E. Orchard 3294, Nieuw Zeeland (U)

5) Gahnia sieberiana Kunth

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij G. baniensis, maar het aartje heeft 7 glumae, gluma 4 is de grootste; gluma 6 en 7 axilleren resp. een funktioneel m en een 2sl bloemetje; een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 meeldraden zonder glumellae, en een trimeer gynoecium.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VANHECKE 1974: 384-385, fig. 53-54)  
(FIG. 8.12.30)

- De omtrek is rhombisch tot ovaal.
- Sagittaal: - b1 is vrij goed ontwikkeld, schuin lateraal;
  - wk is vrij goed ontwikkeld, schuin lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, vrij goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 294-296).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Brass 11765, Nieuw Guinea (L)
- Eyma 3641, Celebes (L)
- H.S. Mc Kee 3866, Nieuw Caledonië (U)

6) Gahnia tristis Nees

## A. Bloemgestel: (\*A)

- Zoals bij G. baniensis, maar het aartje heeft 8 glumae, de laagste 4 zijn groter dan de hoogste 4; gluma 7 axilleert een 2sl bloemetje; een 2sl bloemetje heeft 4 meeldraden zonder glumellae, en een trimeer gynoecium.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Bünnemeijer 7670, Riau Archipel (U)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- KERN (1962b: 221, fig. 2 & 1974: 710) bespreekt kort het voorkomen bij G. aspera Spreng. var. globosa (Mann) Benl en G. beecheyi Mann, van "hypogynous scales" en "bristles", en verklaart ze als resten van een perianth, in navolging van HILLEBRAND (1888: 483). BENL (1940: 181-182, 235-237) en KÜKENTHAL (1943a: 52, 95, 99) zijn echter van mening dat het om gereduceerde glumae gaat, en zij maken ook het nodige onderscheid tussen beide gevallen:
  - 1) bij G. aspera var. globosa vindt men soms 3 kleine schubjes rond het bloemetje, en zonder moeite kan de reeks gemaakt worden van de lagere, grote glumae over de hogere, kleinere naar de hoogste en kleinste drie, die in textuur en kleur sterk lijken op de andere glumae;
  - 2) bij G. beecheyi anderzijds zijn structuren van verschillende aard aanwezig, nl. één donker roodbruin schubje, soms erg smal en borstelhaarvormig, te homologiseren met een gluma, en daarnaast een wisselend aantal (1-3) zeer kleine, fijne, hyaliene borstelharen, te homologiseren met glumellae.
- Blijkbaar kunnen dergelijke sterk gereduceerde glumellae ook worden waargenomen bij G. marquisensis E.B.H. Brown (KÜKENTHAL 1943a: 75), G. erythrocarpa (WILSON 1983b: 367), en misschien bij nog wel andere soorten. Het is niettemin duidelijk dat het hier sterk gereduceerde structuren betreft, en hun eventueel optreden in Gahnia is eigenlijk niet zo verwonderlijk, gezien het voorkomen ervan, zelfs onder goed ontwikkelde vorm, bij soorten uit verwante genera (Machaerina, Baumea,...)
- Over een bepaalde soort lopen de meningen nogal wat uiteen, nl. over Gahnia hystrix J.M. Black. De monografen BENL (1940: 163-165, fig. 4-5) en KÜKENTHAL (1943a: 85-86) vermelden geen ongewone kenmerken, hoewel het me interessant lijkt om op te merken dat ze door beide auteurs precies naast Gahnia gahniiformis (Gaud.) Hell. worden geplaatst (omwille van het gemeenschappelijk bezit van een gereduceerde, langwerpige bovenste gluma tussen het vruchtje en de voorlaatste gluma): dit laatste taxon wijkt wél af van Gahnia, en fungeert nu als typesoort voor Morelotia. BLAKE (1943a: 60) beschrijft G. hystrix als "a very curious little species" en "the large flowering glume is peculiar for Gahnia". KERN (1962b: 222-223) vermoedt gelijkenissen met Tetrariopsis, om mij niet geheel duidelijke redens.

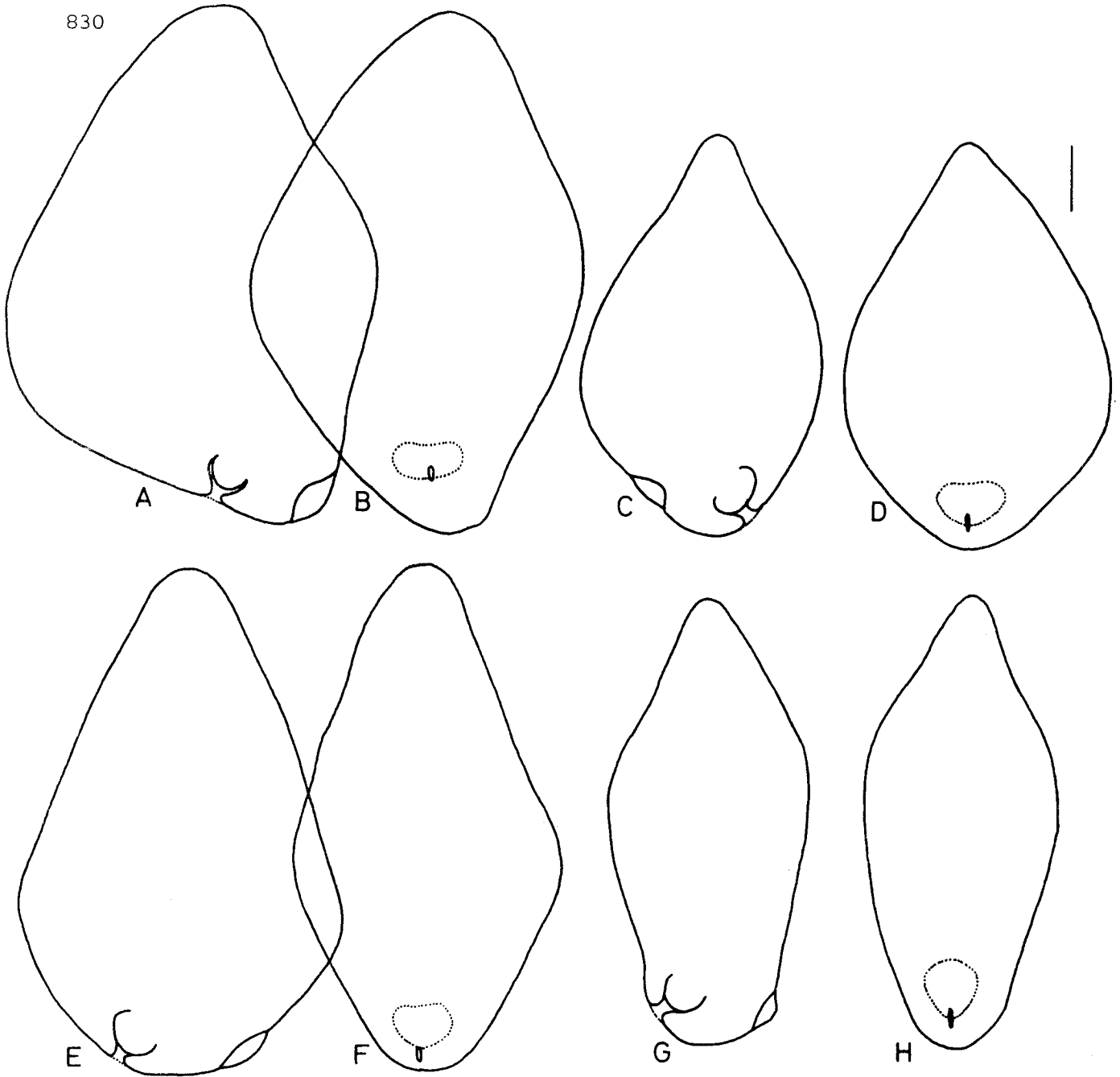


FIG. 8.12.31

Gahnia aspera Spreng. -A: embryo, sagittaal. -B: id., frontaal. (A-B: naar VANHECKE 1970: fig. 56).

G. erythrocarpa R.Br. -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (C-D: o.c.: fig. 50).

G. psittacorum Labill. -E: embryo, sagittaal. -F: id., frontaal. (E-F: o.c.: fig. 48).

G. javanica Moritzi -G: embryo, sagittaal. -H: id., frontaal. (G-H: o.c.: fig. 55).

## B. Embryo: (FIG. 8.12.31)

- VANHECKE (1974: 383-385, fig. 48-56) heeft buiten de reeds vermelde soorten nog andere taxa bestudeerd: G. aspera Spreng., G. aspera Spreng. var. globosa (Mann) Benl, G. canariensis Benl, G. clarkei Benl, G. erythrocarpa R.Br., G. javanica Mor., G. psittacorum Labill. Hij stelde een zekere variabiliteit tussen en zelfs binnen de soorten vast, maar neemt toch aan dat deze embryo's een opmerkelijke eigenheid bezitten, waardoor ze duidelijk verschillen van Cladium.

## C. Vegetatieve anatomie:

- Als bijzonderheid is er het voorkomen van axiaal verlengde moniliform ingesnoerde chlorenchymcellen (PFEIFFER l.c.; METCALFE l.c.), een kenmerk dat METCALFE (1971: 548) als zeer zeldzaam beschouwt, maar dat te oordelen naar de gegevens uit PFEIFFER (1927a) een meer verspreid voorkomen heeft. Wellicht is dit meningsverschil veroorzaakt doordat METCALFE vooral (of alleen?) dwarse bladdoorsneden heeft bestudeerd.

## 4. Bespreking

Ook hier is het niet eenvoudig om met zekerheid enige relaties aan te duiden, behalve de waarschijnlijk grote affiniteit met Morelotia, dat trouwens een afsplitsingsprodukt is uit Gahnia s.l. Kenmerkend zijn de netvormige relaties met diverse andere rhynchosporoïde genera. Vooreerst is er een bepaalde anatomische overeenkomst met Morelotia, Evandra, Reedia, Lepidosperma, Cladium, Baumea, Machaerina, Tetraria en Gymnoschoenus door het gedeelde bezit van min of meer moniliforme chlorenchymcellen in de bladlamina. Wellicht vertonen nog andere genera dit door METCALFE (1971) veronachtzaamde kenmerk. Verder heeft Reedia een bloemgestel dat als een extreme modifikatie van het Gahnia-bloemgestel kan worden beschouwd; ook de verkleving van de filamenta is daar opgemerkt, en de aartjes- en bloemetjesbouw lijkt op die van Gahnia. Evandra heeft eveneens gelijkaardige aartjes en bloemetjes, hoewel reeds duidelijk gespecialiseerd. Via Morelotia en Lepidosperma kan Gahnia ook in verband worden gebracht met Machaerina en haar verwanten. Het gemeenschappelijk anatomisch kenmerk met Gymnoschoenus tenslotte kan een aanduiding zijn voor een (verre) verwantschap met de Schoenus-groep, maar de afwezigheid van verdere gelijkenissen, maakt dat konvergentie niet mag worden uitgesloten.

Tabel 8.12.4 : De affiniteiten van Morelotia

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Gahnia</u></b>	<b><u>Morelotia</u></b>	<b><u>Machaerina</u></b>
<i>Stengel, doorsnede</i>	ronnd	driekantig	lens- tot ellipsvormig
<i>Blad</i>			
-stand	spiralig	spiralig	distich
-vorm, dwars	dorsiventraal	dorsiventraal	zwaardvormig
-krulling	ingerold	ongerold	-
-ligula	+	-	-
<i>Bloemgestel mét profyllen</i>	-	+	+
<i>Glumae lossen</i>	moeilijk	makkelijk, zuiver	moeilijk
<i>Glumastand</i>	spiralig	(sub)distich	(sub)distich
<i>Hoogste internodium</i>	kort	verlengd	kort
<i>Bloemeitjes</i>			
-aantal	1 - 2	2	2 - 5
-fertil	1h	11	1 - 41
<i>Aantal glumellae</i>	0	0	0 (3 + 3)
<i>Aantal meeldraden</i>	3 - 4 - 6	3	3
<i>Stijlbasis</i>	weinig verdikt	sterk verdikt, kurkachtig	sterk verdikt
<i>Vrucht</i>			
-exocarp	hard, leerachtig	hard, leerachtig	dun, broos
-mesocarp	stevig, ± olieijk	beenhard	dun of dik, sponsachtig
-endocarp	donker, dwars gestreept of geringd	bleek, dun	bleek, beenhard
<i>Embryo, omtrek</i>	ovaal - rhombisch	breed rhombisch	ellipsvormig - obovaal

12.15. Morelotia Gaud.

## 1. Taxonomie

Type: Morelotia gahniiformis Gaud.

De oorspronkelijk enige soort M. gahniiformis Gaud. uit Hawaii werd na haar beschrijving overwegend in Gahnia ondergebracht. Maar, na voorbereidend werk van SAINT-JOHN (1958) en KERN (1962b), konden BLAKE (1969: 38-39) en VANHECKE (1974: 382-383) duidelijk aantonen dat ze samen met Lampocarya affinis Gaud. uit Nieuw-Zeeland niet zonder reden in een afzonderlijk genus moesten worden ondergebracht, weliswaar met enige affiniteiten naar Gahnia (tabel 8.12.4). BÖCKELER (1874: 351-352) en SAINT-JOHN (1958) hebben voldoende bewijzen geleverd voor de scheiding op soortsniveau van beide bovenvermelde taxa.

## 2. Gegevens per soort

1) Morelotia affinis (Brongn.) Blake

## A. Bloemgestel:

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae hebben een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP, met goed ontwikkelde profyllen.
- Een aartje is opgebouwd uit 6-7 (sub)distiche glumae, die makkelijk en zuiver van de rachilla lossen, waardoor de korte internodia duidelijk waarneembaar zijn; het hoogste internodium echter is min of meer krom uitgegroeid rond het vruchtje; de grootste glumae 4 en 5, of 5 en 6 axilleren resp. een 2sl en een funktioneel m bloemetje, telkens p.p. door de hogere gluma omhuld.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden zonder glumella, en een trimeer gynoecium met een sterk verdikte, kurkachtig wordende en blijvende stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

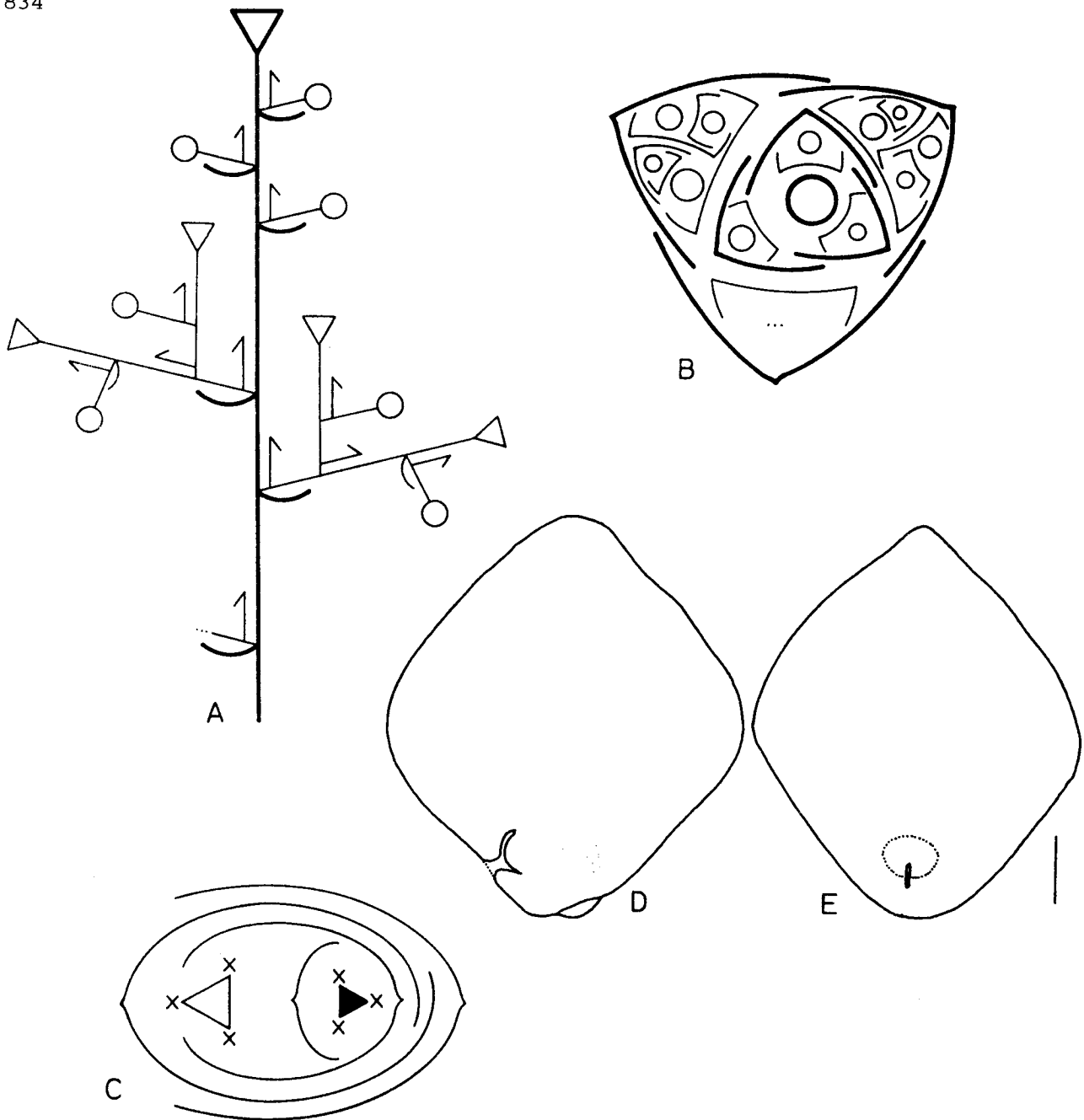


FIG. 8.12.32

*Morelotia gahniiformis* Gaud. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: id., bovenzicht. -C: apikaal deel van een aartje, met glumae 5-8 en bloemetjes 6-7, bovenzicht. -D: embryo, sagittaal. -E: id., frontaal. (A-C: Degener 8337, L; D-E: naar VANHECKE 1970: fig. 58).



B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- Cunningham 253, Nieuw-Zeeland (K)
- Cunningham 301, *ibid.* (U)
- P. Hynes s.n., 1955, *ibid.* (U)

2) Morelotia gahniiformis Gaud.

A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.32)(\*A)

- Zoals bij G. affinis, maar het aartje bestaat uit 7-8 glumae, en de grootste glumae zijn 5 en 6, of 6 en 7.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VANHECKE 1974: 382-383, fig. 57) (FIG. 8.12.32)

- De omtrek is (breed) rhombisch.
- Sagittaal: - b1 is weinig ontwikkeld, (schuin) lateraal;  
- wk is matig ontwikkeld, subbasaal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, matig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 293, 295).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Degener 8336, Hawaii (BRI)
- Degener 8337, *ibid.* (L)
- Degener 24306, *ibid.* (U)
- Hillebrand 539, *ibid.* (K)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- De glumae rollen zich op bij rijpheid en klemmen zo de meeldraden vast, die rond het vruchtje blijven vastzitten, waardoor dit laatste bij rijpheid een tijdlang buiten het aartje hangt te bengelen: een zeer kenmerkend fenomeen bij diverse Gahnia-soorten.

#### B. Embryo:

- Vooral op grond van een min of meer gelijkend (hoewel toch duidelijk verschillend!) embryo besluit VANHECKE (1974: 383) dat de affiniteiten van dit genus eerder met Gahnia liggen. Dit is m.i. betwistbaar, vermits de embryografie hier, bij deze weinig gespecialiseerde embryo's, eigenlijk alleen negatief differentiërend kan worden gebruikt.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- Ook hier heeft METCALFE (1971: 293) axiaal gestrekte en moniliform ingesnoerde chlorenchymcellen waargenomen, een kenmerk dat volgens deze auteur zeer differentiërend zou werken voor de genera met Gahnia-affiniteiten, maar volledige en nauwkeurige gegevens zijn eigenlijk nog niet beschikbaar.

## 4. Bespreking

Uit een litteratuuroverzicht blijkt dat Morelotia bijzonder dikwijls in Gahnia is opgenomen (STEUDEL 1855: 164; HOOKER 1867: 305; BÖCKELER 1874: 351-352; BENL 1940: 165-169; KÜKENTHAL 1943: 86; SAINT-JOHN 1958), recent ook wel in Machaerina (KERN 1962: 222-223). KÜKENTHAL (1943a: 87), KERN (1962b: 219-222), BLAKE (1969: 38), METCALFE (1971: 292) en VANHECKE (1974: 382-383, fig. 19, 57) hebben gewezen op konkrete verschilpunten tussen deze drie taxa; het lijkt daarom aangewezen om de vermelde kenmerken (na controle) in een vergelijkende tabel te verenigen (tabel 8.12.4).

Op de 17 getabelleerde kenmerken hebben Gahnia en Morelotia er 4(-5) gemeenschappelijk, Morelotia en Machaerina 7(-8), en Gahnia en Machaerina slechts 2(-4). Hieruit kunnen we voorlopig besluiten dat Morelotia noch in Gahnia, noch in Machaerina kan worden ingesloten en terecht door BLAKE (1969: 38-39) en VANHECKE (1974: 382-383) als een zelfstandig genus is behandeld.

De dichte verwantschap met Gahnia blijkt duidelijk uit het gelijkende vruchtverspreidingsmechanisme, de bijzondere chlorenchymcellen, de algemeen goed gelijkende habitus, het differentiatieniveau van de embryo's. Niettemin blijven enige opvallende verschillen te noteren, zoals de stand van de glumae, de aanwezigheid van profyllen in het bloemgestel, de afwezigheid van een ligula, het gestrekte en gekromde bovenste rachilla-internodium,...

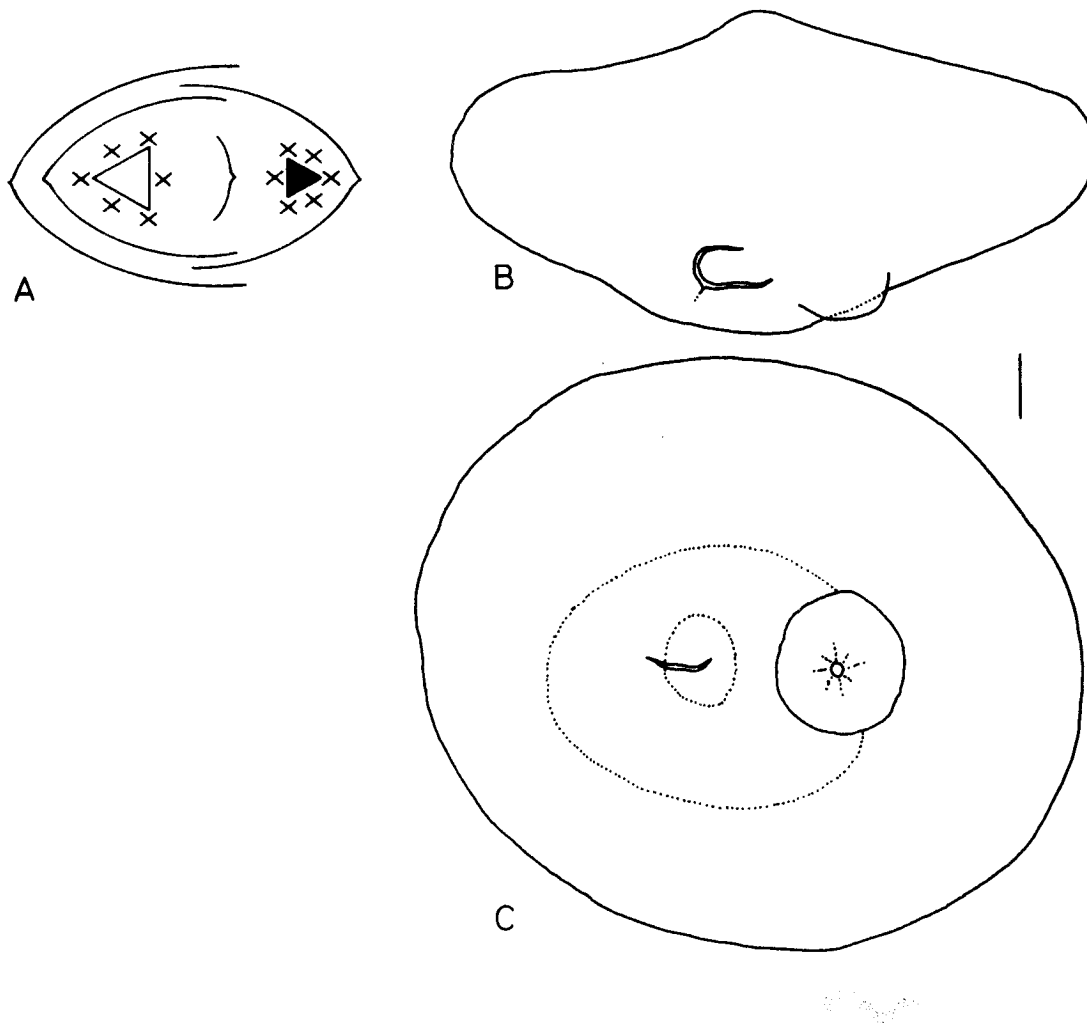


FIG. 8.12.33

*Reedia spathacea* F.v.Muell. —A: apikaal deel van een aartje, bovenzicht. —B: embryo, onzuiver sagittaal. —C: id., basaal. (A-C: Demarz D3746, PERTH).

12.16. Reedia F. v. Muell.

## 1. Taxonomie

Type: Reedia spathacea F. v. Muell.

Opnieuw is dit een monotypisch rhynchosporoïd genus uit SW. Australië, makkelijk herkenbaar aan zijn zeer bijzonder kolfachtig bloemgestel, min of meer volledig omhuld door een brede en lange bractea en lagere bladeren.

Net zoals de opvallende Evandra-soorten, heeft ook R. spathacea F. v. Muell. geen problemen opgeleverd voor de herkenning en heeft dus een totaal "gebrek" aan synonymen. Ook de rhynchosporoïde natuur is nooit betwist, slechts heeft men wat gediscussieerd over de preciese affiniteit binnen deze groep. Uit de beschrijving van KÜKENTHAL (1944b: 211) hierover zien we evenwel dat dit herkennen van verwante genera op zeer losse gronden berust, doordat deze soort helaas in zeer onvoldoende mate is verzameld en beschikbaar gemaakt voor de cyperologie. Zelf had ik slechts toppen van aartjes met rijpende en enkele rijpe vruchtjes ter studie.

## 2. Gegevens per soort

1) Reedia spathacea F. v. Muell.

A. Bloemgestel: (BENTHAM 1878: 423-424; CLARKE 1909: t. 95)  
(FIG. 8.12.33)

- Het kolfachtig bloemgestel vertoont een grote bractea met gesloten bladschede onderaan, en enkele wellicht stengelomvattende, kleinere bracteae op de kolf zelf; het eigenlijke vertakkingspatroon is uit de figuur en de beschrijving niet op te maken.
- De aartjes zijn opgebouwd uit ca. 12 goed ontwikkelde, spiraalig geplaatste glumae; de bovenste twee dragen resp. een funktioneel m en een 2sl bloemetje; soms is nog een hogere, maar heel kleine gluma aanwezig tussen beide bloemetjes in; de omhulling van het bloemetje door de hogere gluma kon niet worden waargenomen (aartje te rijp).

- Het onderste functioneel m bloemetje bestaat uit 3+3 meeldraden, zonder glumellae, en een sterk gereduceerd gynoecium; in het 2sl bloemetje is het trimeer gynoecium goed ontwikkeld, de stijlbasis is verdikt en ruw, en blijft op het vruchtje vastzitten.

Besluit: wellicht Rhynchospora-type.

B. Embryo: (FIG 8.12.33)

- De omtrek is zeer breed rhombisch, met ingebogen flanken, in bovenzicht een brede ellipsvorm.
- Sagittaal: - b1 is goed tot zeer goed ontwikkeld, schuin lateraal gericht;
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, schuin lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, schuin lateraal zichtbaar, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 146).
- METCALFE (1971: 417-419, fig. 57H).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- H. Demarz D3746 (PERTH)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- De glumae van deze soort zijn vrij teer en scheuren makkelijk uiteen, heel vaak in 3 stukken, zoals ook reeds is opgemerkt door BENTHAM (1878: 424), CLARKE (1909: t. 95, fig. 5) en KÜKENTHAL (1944b: 212).
- De stijlbasis zou volgens KÜKENTHAL (1944b: 212) "diu persistente demum deciduus" zijn. Naar zijn eigen beweren, zou hij alleen de beschrijving van BENTHAM (1878: 423-424) en de figuur van CLARKE (1909: t. 95) ter beschikking hebben gehad om deze soort voor zijn monografie te behandelen (KÜKENTHAL 1944b: 209-210), en dan begrijp ik niet op welke waarneming de voorgaande bewering is gebaseerd. Zelf heb ik op enkele rijpe vruchtjes een duidelijk blijvende stijlbasis gezien, een scheidingslijn of andere indicaties van een afvallende stijlbasis waren totaal ontbrekend.
- De toppen van de filamenta zijn onderling verkleefd rond de stijl. Misschien wijst dit op een affiniteit met Gahnia (cf. gelijkende bloemgestelvorm), waar ook dergelijke systemen van verkleving tussen meeldraden en stamper zijn waargenomen.

#### B. Embryo: —

#### C. Vegetatieve anatomie:

- De verwantschap met Gahnia wordt nog duidelijker door de aanwezigheid van axiaal gestrekte en ingesnoerde chlorenchymcellen, die PFEIFFER (1927a: 146) wel, maar METCALFE (1971: 418) niet heeft gevonden.

### 4. Bespreking

Ondanks de zeer ongewone habitus met kolfvormig bloemgestel, omhuld door grote min of meer spathavormige bracteeae, wijzen diverse kenmerken op een affiniteit met de Gahnia-Evandra-Caustis-lijn. Vooreerst zijn er de moniliforme chlorenchymcellen, dan de spiralig geplaatste glumae, de bloemetjes zonder glumellae, de blijvende stijlbasis, de embryovorm, de verkleaving van de meeldraden, ... Zelfs de vreemde bloemgestelvorm is eigenlijk eenvoudig te herleiden naar de dicht paniculate bloemgestellen bij diverse Gahnia-soorten, door een bijzondere uitgroei van de bracteeae.





12.17. Evandra R.Br.

## 1. Taxonomie

Lectotype: Evandra aristata R.Br. (lectotypifikatie: hier)

Twee soorten waren bij de generische beschrijving gevoegd, E. aristata en E. pauciflora R.Br. Beide zijn inderdaad duidelijk verwant en horen in eenzelfde genus thuis. Daarom kan hier zonder veel problemen de meer algemene en bekende soort als lectotype worden voorgesteld.

Het genus omvat slechts deze twee goed herkenbare soorten uit SW. Australië. De aartjes zijn opgebouwd uit veel spiralig geplaatste glumae, met een -op droog materiaal!- teruggebogen naaldvormige top. Daardoor is het te verklaren dat noch het genus, noch de soorten enig synonym onder zich verenigen, wat voor een dergelijk oud, rhynchosporoïd genus een heel uitzonderlijke situatie is.

De zeer talrijke meeldraden hebben BROWN (1810: 239) en BAILLON (1894: 346, fig. 357) er toe gebracht om de affiniteiten van dit genus te zoeken bij Chrysitrix en haar verwanten. De bouw van het bloemgestel, het ontbreken van de twee zo kenmerkende laterale, gekielde glumellae, en de afwezigheid van enige andere glumellae maken deze plaatsing onmogelijk en doen eerder besluiten naar een rhynchosporoïde natuur, wat voor dit genus door quasi alle andere auteurs is aanvaard.

## 2. Gegevens per soort

1) Evandra aristata R.Br.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.34)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae bezitten een gesloten bladschede en de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP; deze bracteae bezitten ook een gesloten bladschede, en de profyllen zijn eveneens goed ontwikkeld.

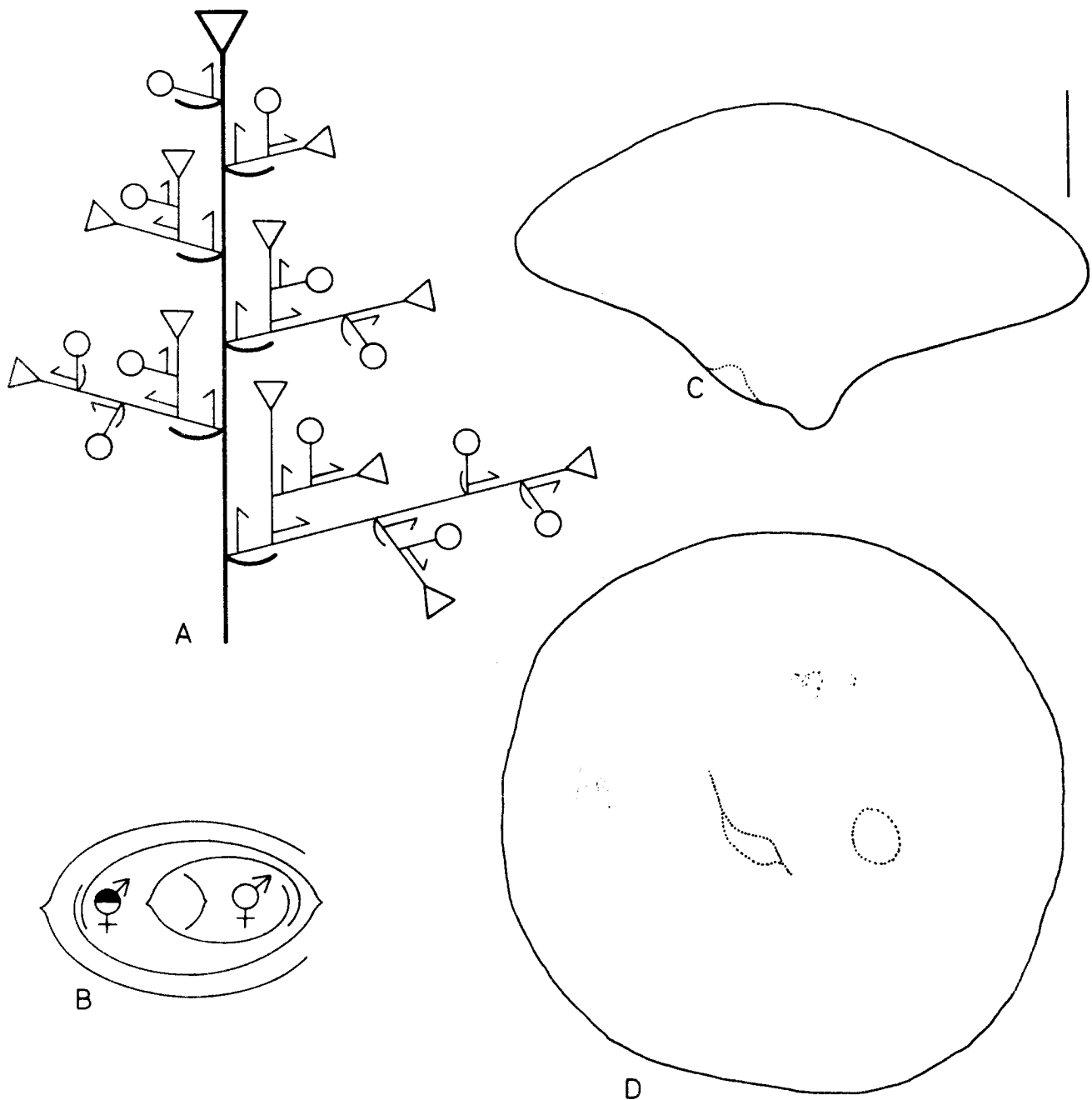


FIG. 8.12.34

*Evandra aristata* R.Br. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: apikaal deel van een aartje, met glumae 14-17 en bloemetjes 14-15, bovenzicht. -C: jong embryo, sagittaal. -D: id., basaal. (A-B: Clifton 603, L; C-D: Capt. Home s.n., P).

- Een aartje is opgebouwd uit ca. 16 goed ontwikkelde, spiralig geplaatste glumae, waarvan glumae 14 en 15 resp. een funktioneel m en een 2sl bloemetje dragen, dat telkens door de hogere gluma wordt omhuld; soms is nog een weinig ontwikkelde gluma 17 aanwezig.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit een onbepaald, groot aantal meeldraden, zonder glumellae, en een gynoecium waarop meestal een stijl met 8 stijltakken; een korte, brede stijlbasis blijft op de top van het vruchtje vastzitten.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (FIG. 8.12.34)

- Slechts enkele, onvolgroeide (?) embryo's konden worden bestudeerd.
- De omtrek is zowat breed tot zeer breed rhombisch, met onderaan ingebogen flanken.
- B1 en wk zijn amper als zodanig herkenbaar, en liggen beide schuin lateraal.

Besluit: Schoenus-type, (nog?) weinig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 142).
- METCALFE (1971: 261-263, fig. 33).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- A.L. Clifton 603, Australië (L)
- E. Home s.n., s.d., ibid. (P)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Het ongewoon groot en onbepaald aantal meeldraden en eveneens groot aantal stijltakken (8, en niet 3 of 6 zoals door HOOPER (1973: 863) wordt beweerd) is zeer zeker een bijzonder kenmerk voor de rhynchosporoïde groep, en het valt moeilijk om het terug te leiden tot de gewone drietalligheid. De tendens is wel aanwezig bij diverse genera uit deze groep, en het voorkomen van deze extreme vorm hoeft ons dus niet te verwonderen.
- BENTHAM (1877c, 1877d & 1878: 424) zag de bovenste twee glumae met een bloemetje; dit is opnieuw een foutieve interpretatie, veroorzaakt door de voor rhynchosporoïde planten bijzonder kenmerkende omhulling van het bloemetje door de hogere gluma.

#### B. Embryo: —

#### C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 262-263) heeft geen siliciumafzettingen kunnen waarnemen bij dit genus, en vermoedt daarom een hypolytroïde affiniteit voor Evandra; niettemin wordt daarbij toch melding gemaakt van de bevinding van PFEIFFER (1927a: 142) die de bewuste afzettingen wél heeft gezien.
- PFEIFFER (1927a: 142) vermeldt zeer duidelijk de aanwezigheid van moniliforme chlorenchymcellen in het mesofyl. Door METCALFE (1971: 262-263) is dit niet waargenomen noch vermeld in zijn litteratuuroverzicht. Dit lijkt me nochtans een interessant kenmerk, gesignaleerd bij o.a. Gahnia, dat inderdaad affiniteiten vertoont met Evandra.

#### 4. Bespreking

Habitueel bevindt dit genus zich tussen Gahnia en Caus-tis: met de ene vertoont ze bepaalde vegetatieve en anatomische gelijkenissen, met de andere komt ze goed overeen in aartjes- en embryokenmerken. Deze drie genera horen m.i. duidelijk samen, en zijn voortgekomen uit een gemeenschappelijke stam, waarbij elk een aantal sterk differentiërende eigenschappen heeft verworven.

In dit geval heeft Evandra "gekozen" voor een verhoging van het aantal meeldraden en stijltakken, met een zeer eenvoudig herkenbaar bloemetje als resultaat. De relatief grote aartjes met de omgebogen naaldvormige glumatoppen vormen eveneens een zeer opvallend fenomeen, slechts vergelijkbaar met de kleinere maar anders goed gelijkende Caustis-aartjes.

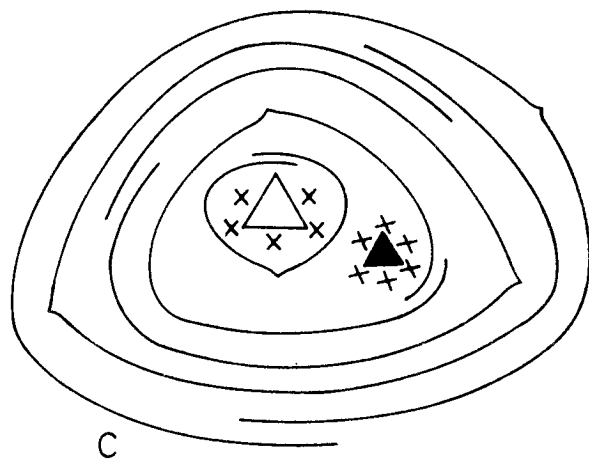
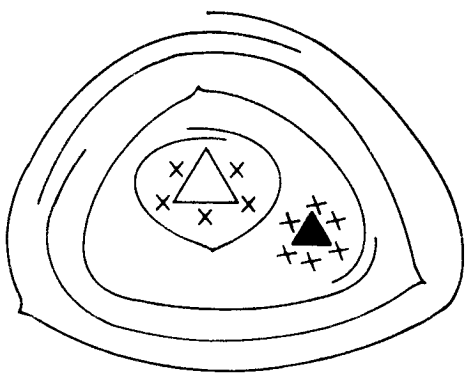
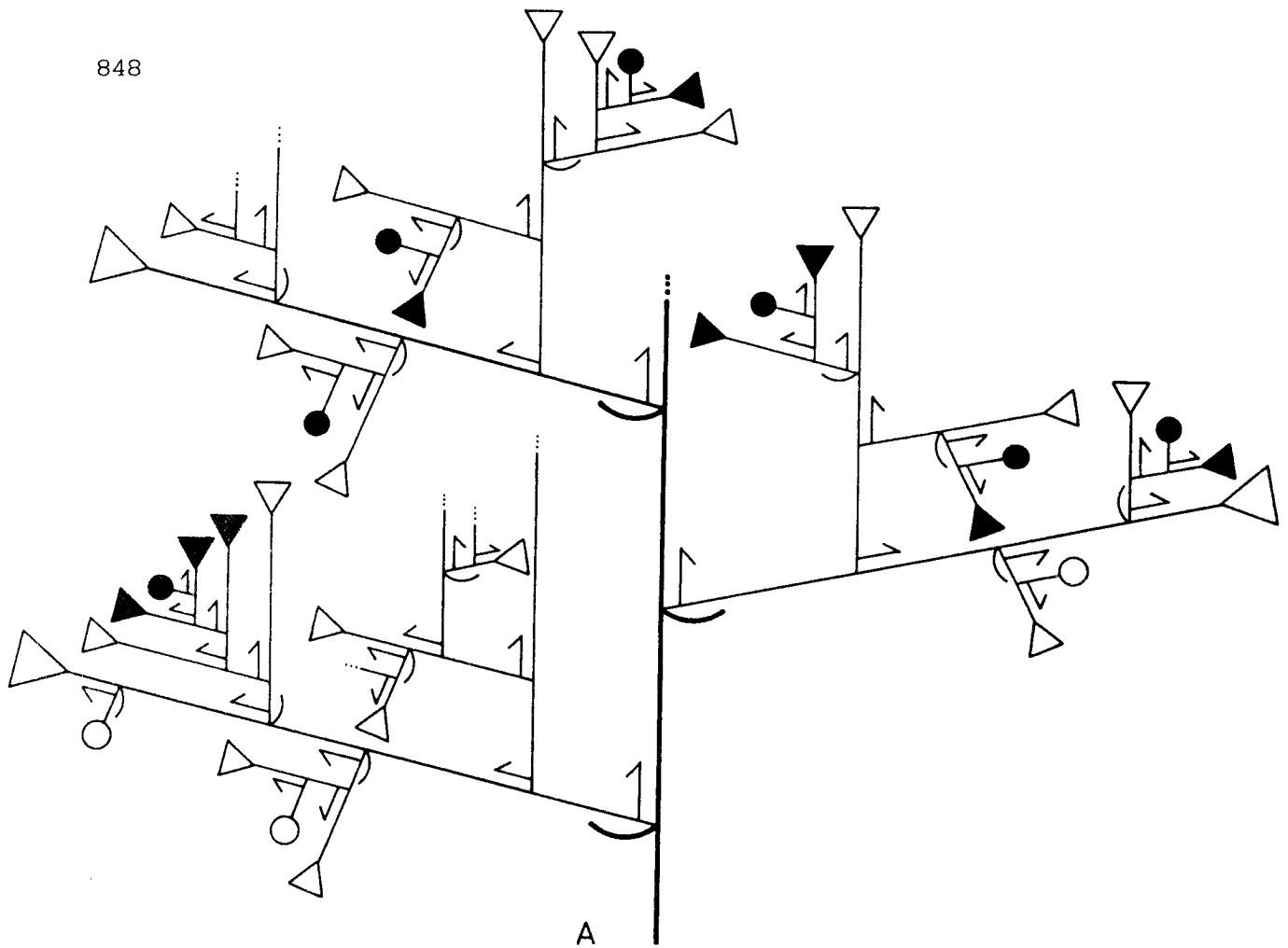


FIG. 8.12.35

*Caustis dioica* R.Br. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B-C: terminale aartjes, bovenzicht. (A-C: von Mueller s.n., BR).

## 12.18. Caustis R.Br.

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: Caustis flexuosa R.Br. (KOYAMA 1961: 75)

Door een vrij ongewone habitus gekenmerkt, zijn de soorten uit dit genus zelden of nooit in andere genera geplaatst. Wel heeft de oppervlakkige gelijkenis (KÜKENTHAL 1944a: 88-89) ervoor gezorgd dat specimens wel eens als Restionaceae worden herkend of beschreven (nieuw en monotypisch Eurostoria, STEUDEL 1855: 265) of dat zelfs het genus als geheel naar de Restionaceae werd overgeplaatst (PALLA 1888b: 659-660). PFEIFFER (1920a: 415-419) heeft deze argumenten ontkracht en duidelijk aangetoond dat Caustis tot de Cyperaceae behoort; sindsdien wordt dit genus inderdaad binnen deze familie gehouden.

Zoals voor wel meer rhynchosporoïde genera bleven de natuurlijke affiniteiten lange tijd duister. Meestal is dit genus in de omgeving van Cladium s.l. of Gahnia geplaatst, reeds sinds LESTIBOUDOIS (1819: 35). Door KÜKENTHAL (1944a: 89) worden de verschillpunten met Gahnia en Cladium s.l. op een rijtje gezet.

De soorten zelf zijn onderling vrij nauw verwant, op een uitzondering na, Caustis erostris C.B. Clarke, door PFEIFFER (1925c: 366) en KÜKENTHAL (1944a: 99) in een afzonderlijke sectie geplaatst, omwille van een sterk afwijkende vruchtvorm.

### 2. Bespreking per soort

#### 1) Caustis dioica R.Br.

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.35)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP, de bracteae bezitten een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd TVP-NVP, de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- Het aartje is opgebouwd uit 4-5 spiralig geplaatste glumae; de grootste twee glumae, gluma 2 en 3, resp. 3 en 4, axillieren elk een bloemetje, de onderste funktioneel m, het bovenste 2sl.

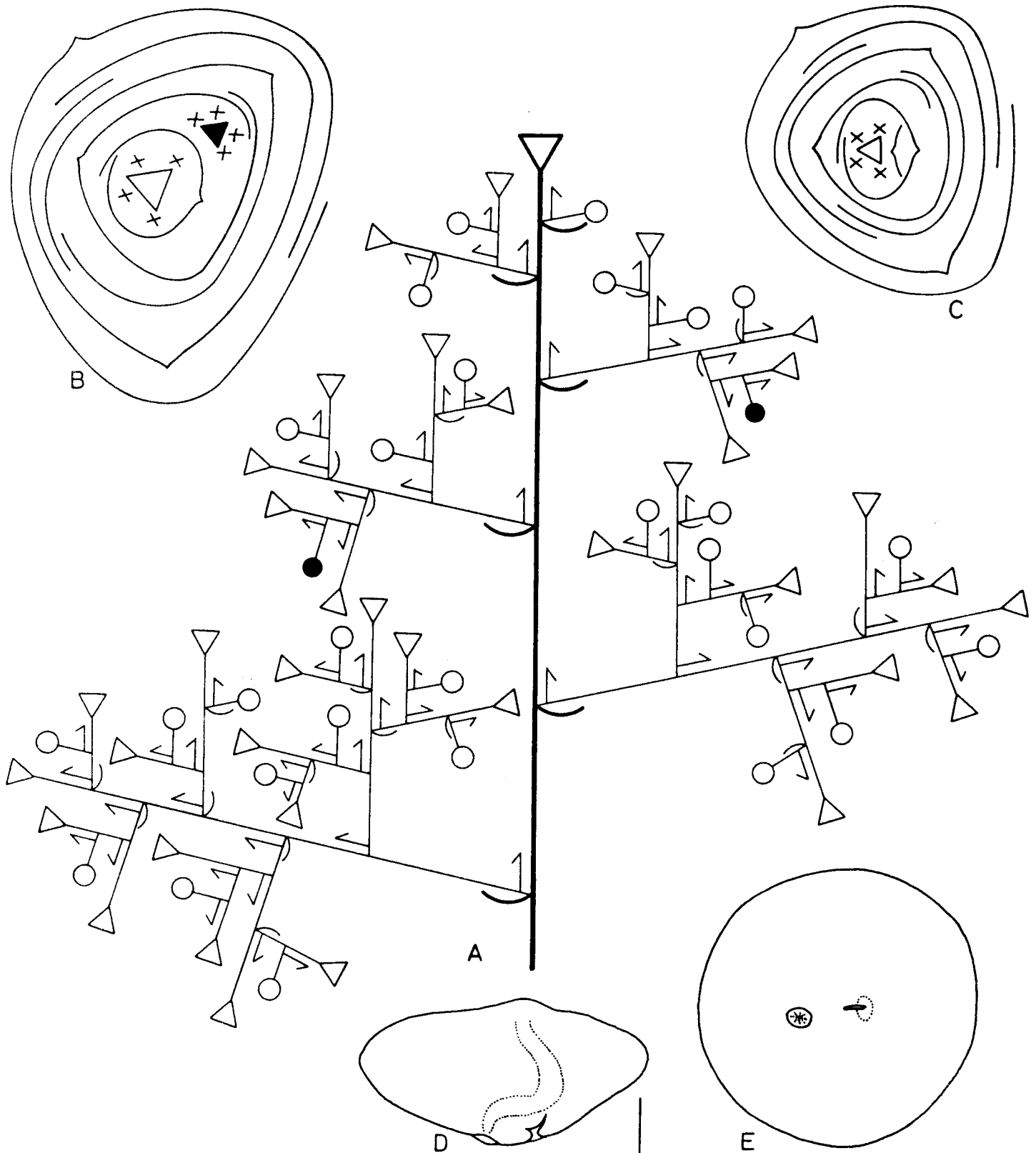


FIG. 8.12.36

*Caustis flexuosa* R.Br. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B-C: terminale aar-  
tjes, bovenzicht. -D: embryo, sagittaal. -E: id., basaal. (A-B: Verreaux 151,  
BR; C: Constable 26663, BR; D-E: naar VANHECKE 1970: fig. 47).



- Een 2sl bloemetje heeft 2+3 goed ontwikkelde meeldraden zonder glumella, en een trimeer gynoecium met gedifferentieerde en blijvende stijlbasis; het m bloemetje heeft 3+3 goed ontwikkelde meeldraden (soms gedeeltelijk vergroeid) en een weinig ontwikkeld gynoecium.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- F. von Mueller s.n., 1857, Australië (BR)

## 2) Caustis flexuosa R.Br.

A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.36)(\*A)

- Zoals bij C. dioica.
- Het aartje heeft 5-6 glumae, alleen de grootste gluma 4 axilleert een 2sl bloemetje, gluma 3 soms nog een functioneel m bloemetje, telkens omhuld door de hogere gluma.
- Het 2sl bloemetje heeft 4 meeldraden zonder glumellae, en een trimeer gynoecium; het m bloemetje heeft eveneens 4 meeldraden rond een zwak ontwikkeld gynoecium.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VANHECKE 1970: 43, fig. 47 & 1974: 378, fig. 36)  
(FIG. 8.12.36)

- De omtrek is zeer breed ellipsvormig met licht papilvormige top.
- Sagittaal: - b1 zwak ontwikkeld, schuin lateraal;  
- wk matig ontwikkeld, min of meer schuin lateraal.
- Frontaal: - ks smal ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, matig gedifferentieerd.

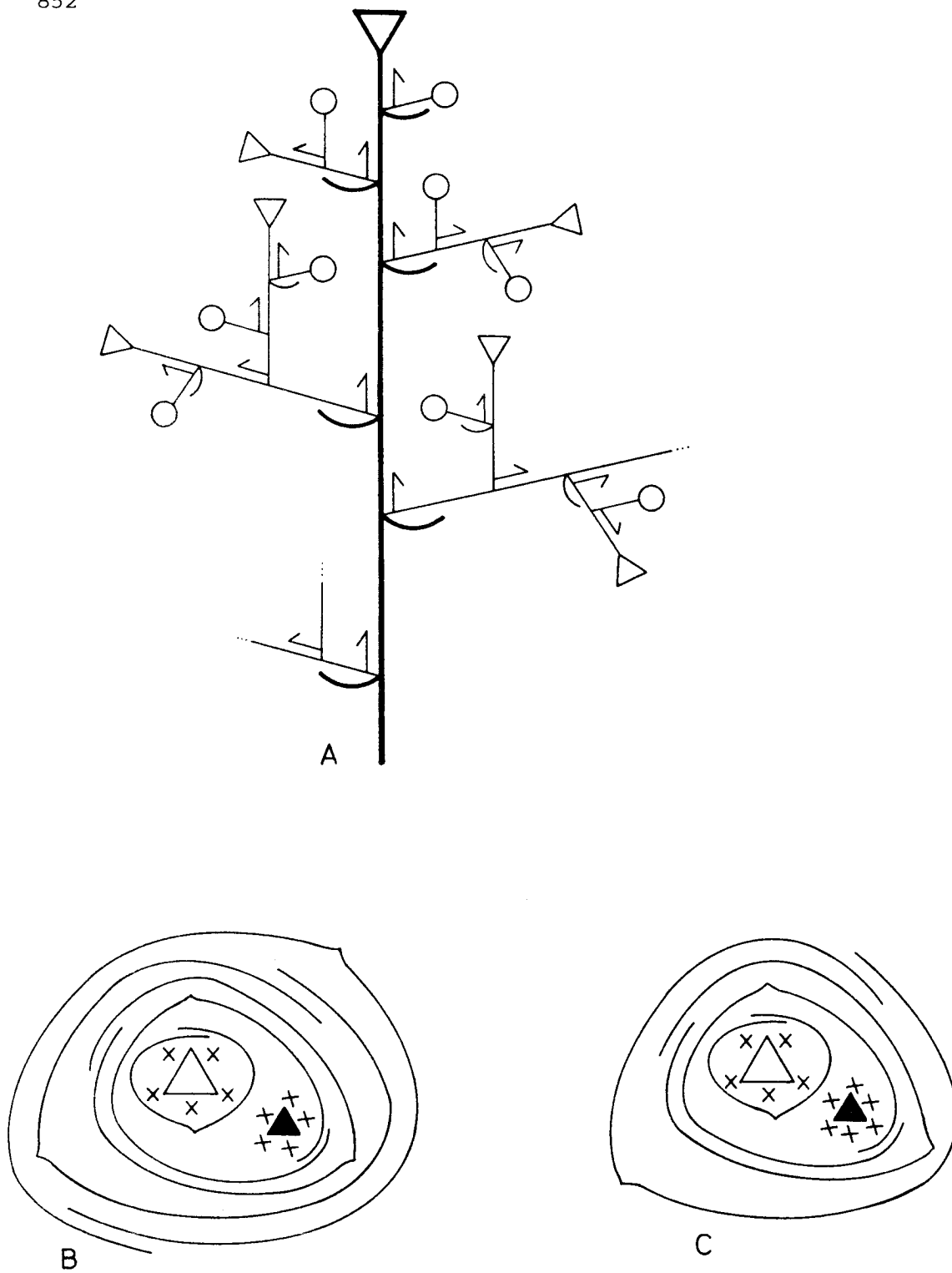


FIG. 8.12.37

*Caustis pentandra* R.Br. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B-C: terminale aar-  
tjes, bovenzicht. (A-C: Constable 7305, BR).

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 141-142).
- METCALFE (1971: 150-153, fig. 21).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- E.F. Constable 26663, Australië (BR)
- L.A.S. Johnson NSW 17968, ibid. (K)
- M. Verreaux 151, ibid. (BR)

3) Caustis pentandra R.Br.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.37)(\*A)

- Zoals bij C. dioica.
- Het aartje heeft 5 glumae, gluma 3 axilleert een functioneel m bloemetje, de grootste gluma 4 een 2sl bloemetje.
- Het m bloemetje heeft 2+3 meeldraden zonder glumellae, en een zeer sterk gereduceerd trimeer gynoecium; een 2sl bloemetje heeft (2+)3 goed ontwikkelde meeldraden en een trimeer gynoecium.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 141-142).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- R.H. Cabbage s.n., 1907, Australië (WAG)
- E.F. Constable 7305, ibid. (BR)

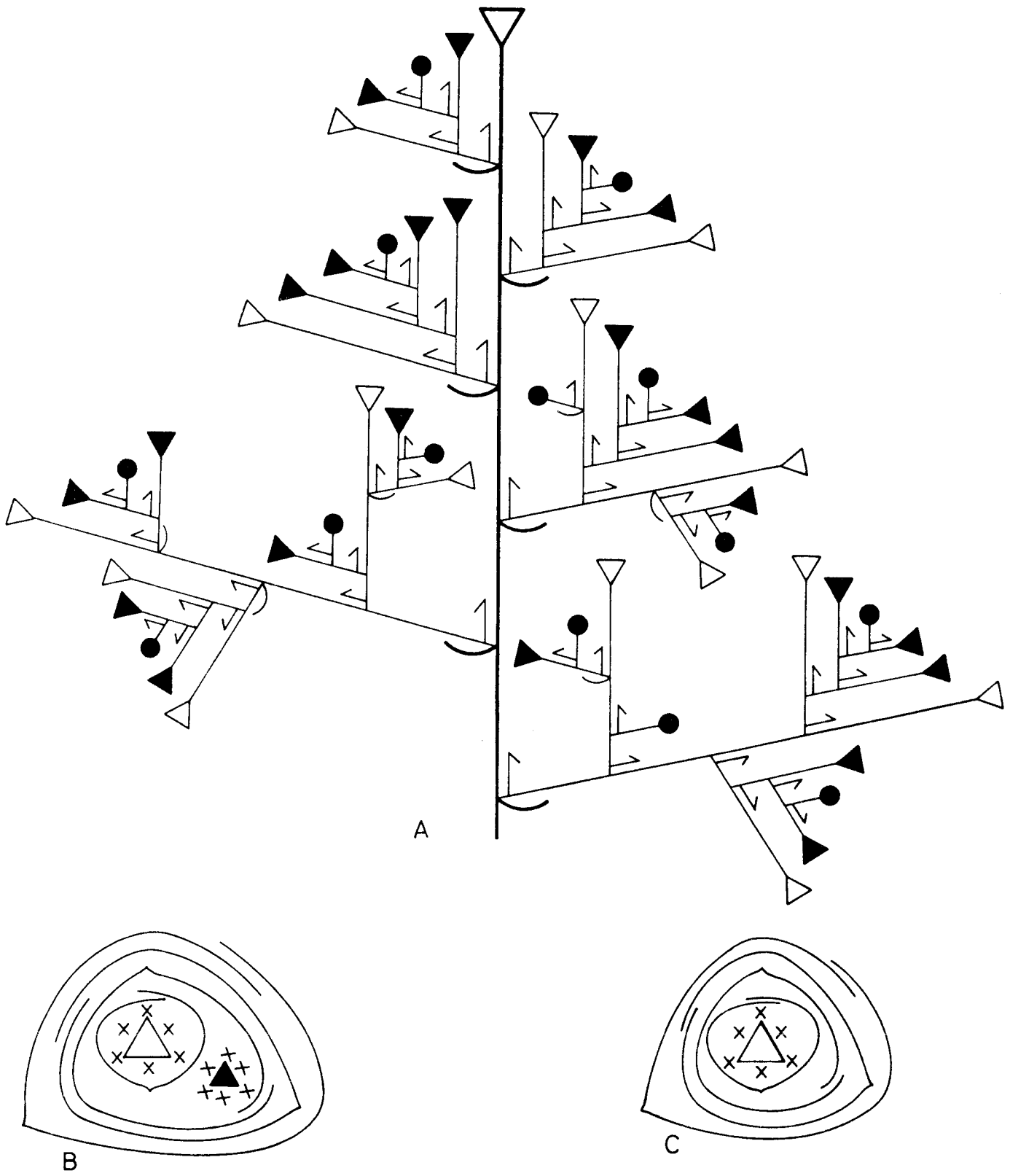


FIG. 8.12.38

*Caustis recurvata* Spreng. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B-C: terminale aar-  
tjes, bovenzicht. (A-C: Perry 431, U).

4) Caustis recurvata Spreng.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.38)(\*A)

- Zoals bij C. dioica.
- Het aartje is opgebouwd uit 4 glumae, gluma 2 axilleert soms een funktioneel m bloemetje, gluma 3 altijd een 2sl bloemetje, telkens omhuld door de hogere gluma.
- Een 2sl bloemetje bezit 3+3 meeldraden en een trimeer gynoecium, in een m bloemetje zijn alleen de 3+3 meeldraden goed ontwikkeld.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- H.S. Mc Kee 7390, Australië (K)
- R. Perry 431, ibid. (U)
- Sieber, Agrostotheca 35, ibid. (BR)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Opnieuw zijn de meningen hier verdeeld over een bepaald kenmerk, nl. de tendens naar tweehuizigheid (of tenminste de aanwezigheid van stengels met eenslachtige bloemgestellen!), die bij enkele soorten zou zijn waargenomen (BENTHAM 1878: 419-422; KÜKENTHAL 1944a: 85). Een bijzonder interessante bespreking van dit verschijnsel en begeleidend randfenomenen (uitgroeien en omkrullen van al of niet steriele bloeitakken) is te vinden bij BLAKE (1943: 70). Daaruit blijkt dat de vroeger waargenomen "mannelijke" bloemgestellen wellicht proterandrische bloemgestellen voorstelden, waarin de gynoecia nog maar zeer zwak waren ontwikkeld en makkelijk over het hoofd werden gezien.
- Bij enkele specimens is het TVP goed waarneembaar, en is het door de ligging van de zijassen en hun profyllen vrij eenvoudig verklaarbaar als een bijzondere vorm van PVP, ontstaan door secundaire verschuiving van de zijassen.

#### B. Embryo:

- VANHECKE (1970: 43, fig. 46 & 1974: 394, fig. 35) heeft het embryo van Caustis blakei Kük. kunnen bestuderen. Dit lijkt zeer sterk op het reeds besproken embryo van C. flexuosa R.Br., en is slechts iets smaller.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 151, 542) vermeldt voor Caustis stomata die door papillen min of meer worden overdekt. Gelijkaardige fenomenen zijn vastgesteld in diverse andere genera, zoals Chorizandra, Chrysitrix, Epischoenus, Lepidosperma, Machaerina, Microdracoides, Neesenbeckia, en bij enkele soorten uit Carex, Fimbristylis: dit bonte allegaartje wijst m.i. duidelijk op het meermalig ontstaan van dit kenmerk in niet-verwante groepen, wellicht o.i.v. milieufactoren.

#### 4. Bespreking

Affiniteiten met andere Schoeneae werden meestal vermoed naar Cladium s.l. of Gahnia. Cladium s.l. (= Baumea + Machaerina) lijkt mij een eerder onwaarschijnlijke kandidaat, door de bijzondere vegetatieve morfologie, de distiche glumae, de potentiële aanwezigheid van glumellae. Cladium s.s. komt m.i. evenmin in aanmerking, door het zeer verschillend bloemgestel en de zeer verschillende vruchtbouw. Bij Gahnia daarentegen staan de glumae ook spiralig, bezitten ze een (korte) naaldvormige top, en ontbreken glumellae compleet, maar als een zeer dichte verwant kunnen we dit genus toch niet beschouwen, door haar andere vegetatieve bouw en de bijzondere vruchtverspreidingsmechanismen. Het ontbreken van de (voor Gahnia) typische moniliforme chlorenchymcellen hier kan worden verklaard door de sterke reductie en xeromorfie van de bladeren.

Veel rhynchosporoïde genera bezitten wel enkele gespecialiseerde trekjes die de herkenning van de relaties niet eenvoudiger maken. Ook Caustis vormt hierop geen uitzondering, integendeel. Er is de restionoïde habitus met de xeromorfe stengels en bladeren, het sterk vertakte bloemgestel met veel steriele takken en takjes die gaan inkrullen, de uitgesproken tendens naar eenslachtigheid van de bloemetjes, de glumae met hun naaldvormige top die bij rijpheid wat is omgebogen, de binnenzijde van de glumae die dicht aangedrukt behaard is, vooral naar de (laminaire) top toe; verder is ook het embryo met de bijzondere spoelvorm en de sterk gebogen procambiumstreng zeer kenmerkend voor het genus, en zorgt voor een scherpe afbakening t.o.v. de andere Schoeneae.

Precies deze laatste drie kenmerken wijzen m.i. naar de dichte verwantschap met Evandra, die sterk gelijkende (wel veel grotere) aartjes en glumae bezit, en waarvan ook de embryovorm en het embryotype de affiniteit niet tegenspreekt.

Tabel 8.12.5A : Een vergelijking van de afsplitsingsproducten uit Cladium s.l. en Gahnia (A)

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Gahnia</u></b>	<b><u>Cladium</u></b>	<b><u>Machaerina</u></b>	<b><u>Vincentia</u></b>	<b><u>Baumea</u></b>
<i>Blad</i>					
- <i>stand</i>	spiralig	spiralig	distich	distich	distich
- <i>vorm</i>	vlak	vlak	zwaardv. (rolrond)	zwaardvormig	zwaardv. (rolrond)
- <i>rand</i>	ruw	ruw	glad	glad	glad
- <i>ligula</i>	+	-	-	-	-
<i>Stengel</i>					
- <i>vorm</i>	rond	driekantig	afgeplat	afgeplat	afgeplat
- <i>inwendig</i>	hol	hol	vol of gesepteerd	vol of gesepteerd	vol of gesepteerd
<i>Bloemgestel</i>					
- <i>laagste bractea</i>	lang	lang	kort	kort	kort
- <i>profyllen</i>	-	+	+	+	+
<i>Glumastand</i>	spiralig	spiralig	distich	distich	distich
<i>Bloemetjes</i>					
- <i>aantal</i>	1 - 2	2 (3)	2 - 4 (5)	2 - 4	2 - 4
- <i>fertiele</i>	1h	1 (2)h	1 - 3l	1 - 3l	1 - 3l
<i>Aantal meeldraden</i>	3 / 4 / 6	2	3	3	3
<i>Aantal glumellae</i>	0	0 / 3 / 3 + 3	0	0 / 3	0 / 3



## 12.19. Cladium

## 12.19. Cladium P. Browne

## 1. Taxonomie

Type: Cladium jamaicense Crantz

Ook voor dit genus geldt, zoals voor veel rhynchosporoïden, dat de natuurlijke affiniteiten nog niet heel duidelijk kunnen worden vastgesteld, bij gebrek aan een voldoende aantal gekorreleerde differentiërende kenmerken, vereist voor een onderscheid op tribusniveau.

Anderzijds lijkt het wel goed mogelijk om homogene genera te herkennen, dankzij de bloeimorfologie, embryografie en anatomie die voor dit niveau wel dergelijke kenmerken verschaffen.

Achtereenvolgens worden nu vooral vanuit historisch en nomenklatorisch standpunt enige taxa besproken, die min of meer vaak met Cladium zijn verenigd, maar waarvan sommige met reden als zelfstandig genus herkenbaar kunnen worden geacht (tabel 8.12.5A+B). Ook de bespreking van Gahnia, Morelotia, Lepidosperma, Tricostularia en in mindere mate nog wat andere rhynchosporoïde genera moet hierbij worden geraadpleegd. Aanvullende gegevens, met veel meer details zijn te vinden bij: KÜKENTHAL (1941a: 23-25, 1942a: 5-7, 1943a: 56-61 & 1944a: 88-91), KOYAMA (1956), BLAKE (1957: 37-38 & 1969: 22-30), KERN (1959: 263-268, 1962b: 217-222 & 1974: 696) en RAYNAL (1972a).

1) Cladium zelf werd beschreven door P. Browne in 1756 en door H. Crantz in 1766 van een soort voorzien, de typesoort C. jamaicense. De prioriteit van Mariscus Scop. (1754) komt te vervallen doordat Mariscus Vahl (1805) met de typesoort M. capillaris (Swartz) Vahl gekonserveerd is. Niet zelden wordt Cladium tot deze en enkele heel nauw verwante soorten beperkt, o.a. door NEES (1834a: 301), KUNTH (1837: 303-306), STEUDEL (1855: 152-153), STAPF & TURRILL (1914: 178), KOYAMA (1956: 59-61 & 1969a: 29), KERN (1959: 263 & 1962a: 222), BLAKE (1969: 23-26) en RAYNAL (1972a: 103). Sommige van deze auteurs hebben echter ook minder verwante soorten, die eerder in een van de afgesplitste genera thuishoren, hierbij ingesloten.

2) Machaerina VAHL (1805: 238) is eveneens als monotypisch genus de botanische wereld ingestuurd, gebaseerd op M. restioides (Swartz) Vahl. KOYAMA (1956) en KERN (1959) hebben alle soorten die volgens hen niet in Cladium s.s. horen, in Machaerina s.l. ondergebracht, in tegenstelling tot bvb. BLAKE (1969: 22-26) die Machaerina een meer beperkte inhoud toekent, d.w.z. exclusief Baumea.

Tabel 8.12.5B : Een vergelijking van de afsplitsingsproducten uit Cladium s.l. en Gahnia (B)

Kenmerk	<u>Gahnia</u>	<u>Cladium</u>	<u>Machaerina</u>	<u>Vincentia</u>	<u>Baumea</u>
<i>Vrucht</i>					
- <i>exocarp</i>	matig dun, taai	dun	dun	dun	dun
- <i>mesocarp</i>	dik, stevig	dik, sponsachtig	dun - dik, sponsachtig	dun	dun - dik
- <i>endocarp</i>	vrij dik, zeer hard, vaak met ringvormige verdikkingen, donker	dik, vrij stevig	matig dun, broos, bleek	matig dun, broos, bleek	matig dun, hard, bleek
- <i>gesteeld</i>	-	-	$\pm$ / +	+	- / $\pm$
- <i>gevelegeld</i>	-	-	$\pm$	+	-
<i>Stijlbasis</i>					
- <i>sterk verdikt</i>	-	$\pm$	+	$\pm$	$\pm$
- <i>versiering</i>	kaal	kaal	kaal / ruw behaard	kaal	ruw behaard
<i>Embryo</i>					
- <i>type</i>	Schoenus	Carex	Carex	?	Carex - Schoenus
- <i>differentiatie</i>	+	--	- / $\pm$	?	$\pm$ / +
- <i>ontrek</i>	rhombisch - ovaal	rond	obovaal	?	obovaal

3) Baumea GAUDICHAUD (1829: 416) is het enige genus van de reeks dat van bij zijn publikatie meer dan één soort bevatte, i.c. B. glomerata Gaud. (typesoort: BLAKE 1969: 23) en B. mariscoides Gaud. Eerst bleef dit genus beperkt tot de oorspronkelijke inhoud (o.a. bij NEES 1834a: 297-298), later kwamen enige soorten bij (o.a. door STAPF & TURRILL 1914: 179) of werd Baumea in Cladium opgenomen (BENTHAM 1878: 400-410; CLARKE 1908a: 124-125; KÜKENTHAL 1942a). Recent wordt Baumea opnieuw uit Cladium gelicht en als een weliswaar met Machaerina verwant genus onderscheiden (BLAKE 1969: 22-30; EDGAR 1970: 202-203; RAYNAL 1972a; WILSON 1980: 457), soms ook opgenomen in Machaerina s.l., al of niet als subgenus of sectio (KOYAMA 1956: 62; KERN 1974: 690; VANHECKE 1974: 373).

4) Vincentia GAUDICHAUD (1829: 417) wordt in hetzelfde reisverslag beschreven, met als enige soort V. angustifolia Gaud. Slechts weinig auteurs hebben dit taxon onderscheiden (BENTHAM 1883: 1066; CLARKE 1908a: 124; STAPF & TURRILL 1914: 178), de meeste sluiten het in bij Machaerina, omwille van de duidelijk gelijkende vruchtstructuur. Zoals blijkt uit EDGAR (1970: 202) zijn diverse cyperologen tot de konstataatie gekomen dat Vincentia slechts door de afwezigheid van hypogyne borstelharen van Machaerina verschilt. V. scirpoidea (Steud.) Bock. (= M. scirpoidea (Steud.) Koy.) geniet de twijfelachtige eer om tweemaal als typesoort van een monotypisch genus te hebben gediend, nl. voor Terobera Steud. als T. scirpoidea Steud., en voor Agylla Phil. als A. ensifolia Phil.

5) Chapelliera Nees is als voorlaatste in de reeks monotypische genera (typesoort: C. iridifolia Nees) door geen enkele andere auteur als zelfstandig genus opgevat; de vermeende verschillen met Baumea die NEES (1834a: 298) in de vorm van de stijlbasis meende te zien, gaan echt niet op. Chapelliera is bijgevolg met Baumea te verenigen vermits zij, behalve door kenmerken bruikbaar op soortsniveau, in geen enkel opzicht verschillend zijn gebouwd.

6) Tenslotte moet ook nog even, als recentste "aanwinst", Rhynchocladium Koy. worden besproken. KOYAMA (1972: 86) heeft dit genus beschreven, met als type R. steyermarkii (Koy.) Koy., een enigszins afwijkende soort uit Cladium s.s. De verschillpunten tussen Cladium s.s., Rhynchocladium en Machaerina zijn verzameld in tabel 8.12.6; daaruit blijkt dat Rhynchocladium inderdaad best op genusniveau wordt onderscheiden binnen deze groep van rhynchosporoïde genera.

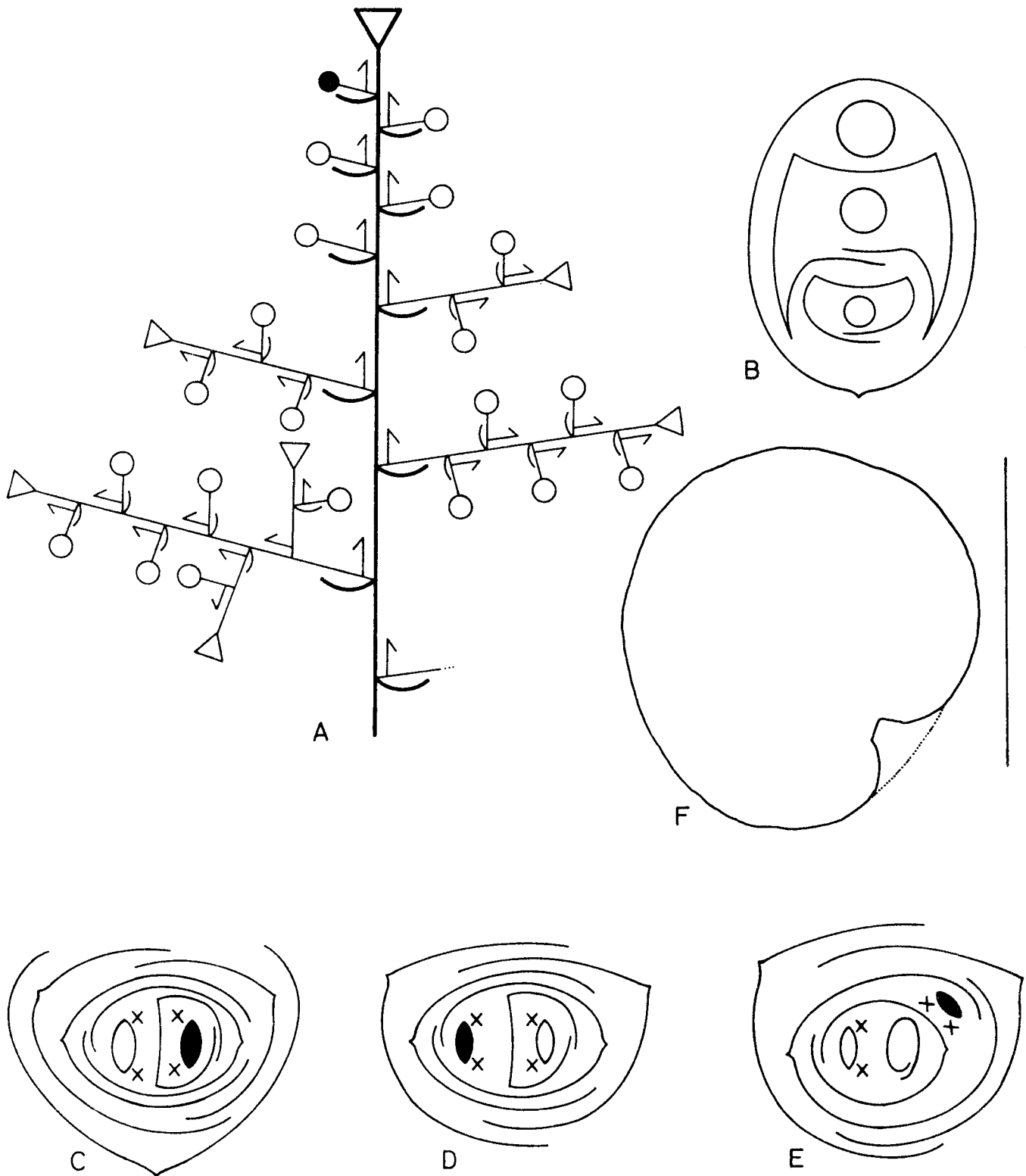


FIG. 8.12.39

*Cladium mariscus* (L.) Pohl -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: tandemvertakking, halfschematisch bovenzicht. -C-E: terminale aartjes, bovenzicht. -F: embryo, sagittaal. (A-E: Violleau 2888, GENT; F: naar VANHECKE 1970: fig. 21).

## 2. Gegevens per soort

1) Cladium mariscus (L.) Pohl

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.39)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP, de bracteae hebben een gesloten bladschede, en dragen elk een of twee corymbiforme deelbloemgestellen.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd TVP-NVP; de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- Het aartje is opgebouwd uit 5 of 6 spiralig geplaatste glumae; de grootste glumae 3 en 4 (uitzonderlijk 2 en 3), of 4 en 5 axilleren elk een bloemetje, het laagste bloemetje is meestal functioneel m, het bovenste meestal 2sl, maar soms is de situatie net omgekeerd; elk bloemetje wordt omhuld door de hogere gluma.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 2 meeldraden zonder glumella, en een trimeer gynoecium, dat op een komvormige, meestal op de rachilla blijvende discoïde structuur vastzit, met blijvende, maar weinig verdikte stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: (DIDRICHSEN 1897: 1-3, fig. 1; VANHECKE 1974: 371, fig. 20-21) (FIG. 8.12.39)

- Het embryo is zeer klein en zeer weinig ontwikkeld, bijna niet gedifferentieerd, breed obovaat in omtrek, de basale wk bestaat uit enkele cellen, het koleoptiel is zichtbaar als een schuin laterale, trechtervormige holte, b1 en ks zijn nog niet waarneembaar.

Besluit: Carex-type, zeer weinig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 257-259).
- PFEIFFER (1927a: 140-141).
- CHERMEZON (1937: 225).
- FISHER (1971).
- METCALFE (1971: 162-165, fig. 23 p.p.).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J. Aerts 78-60, België (GENT)
- M. Leten 81-812, ibid. (GENT)
- E. Violleau 2888, Frankrijk (GENT)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Zoals HAINES (1967: 60) duidelijk heeft laten zien is hier een heel bijzondere vertakkingswijze waarneembaar, nl. in de oksel van de lagere bracteae zijn telkens twee takken serieel aanwezig, de sterkste adaxiaal, de zwakkere abaxiaal, elk door hun eigen profyl omgeven. Vroeger reeds hebben we gepoogd om aan te tonen hoe dit merkwaardige verschijnsel kan worden verklaard, of m.a.w. toch tot een meer gewoon patroon kan worden teruggeleid, nl. het PVP (MEERT & GOETGHEBEUR 1979: 133).
- De merkwaardige structuur aan de basis van het vruchtje is wellicht niet homoloog met de sclerioïde discus. Het gaat wellicht om het basale deel van de vruchtwand dat door uitdroging gaat inklinken en een scherpe rand (later scheurvlak) vormt t.h.v. de harde endokarprand. Bij rijpheid scheurt het vruchtje inderdaad vaak af langs deze rand, en laat de discoïde structuur (met filamenten) op de rachilla achter.

## B. Embryo:

- VANHECKE (1974: 394, fig. 21) heeft bij C. mariscoides (Muhl.) Torr. hetzelfde embryotype kunnen waarnemen, even klein en weinig ontwikkeld.

## C. Vegetatieve anatomie:

- Het voorkomen van geïnverteerde vaatbundels net onder de bladbovenzijde wordt door METCALFE (1971: 164) verklaard als een aanwijzing voor de pseudodorsiventrale natuur van het blad, ongeveer zoals dat bij Mesomelanea, Ptilanthelium en Cyathochaeta is aangetroffen (cf. addenda anatomie van deze genera). FISHER (1971) heeft deze zaak grondig bestudeerd en stelt vast o.a. dat niet alle adaxiale vaatbundels die inversie vertonen (waardoor de hypothese van METCALFE wel wat onwaarschijnlijk wordt), en een verklaring zoekt hij meer in de richting van een bijzondere ontogenese van het vaatweefsel: de omgekeerde adaxiale vaatbundels ontstaan telkens uit een procambium-complex, samen met een abaxiale bundel, waarbij de differentiatie eerst in de abaxiale plaatsgrijpt en wat later symmetrisch in de adaxiale, maar beide bundels zijn dan al gescheiden door intercalaire diktegroei van het blad en zijn in het volwassen stadium moeilijk als een eenheid te erkennen.

## 4. Bespreking

Bij de ontrafeling van dit complex kunnen twee verschillende houdingen worden aangenomen, 1) alles wordt in één genus Cladium s.l. ondergebracht (met eventuele erkenning van infragennerische taxa), of 2) Cladium wordt beperkt tot de typesoort en zijn enkele dichte verwanten, de rest wordt in een of meer andere genera gestopt.

Als notoir voorstander van de eerste oplossing heeft KÜNTHAL (1942a: 7) volgende redens aangehaald ter vereniging: "Die geschlängelten Verzweigungen der Blütenstandes, die Form der Frucht und des Griffelgrundes und die konstant unzerfasert bleibenden Blattscheiden binden alle diese sogenannten Gattungen zusammen". Die bewuste gelijkenis van de bloemgestellen en vruchtjes is fel overdreven, want Cladium s.s. kan zo van de andere genera worden onderscheiden, en om dan verder de niet vezelige bladschede als een generisch criterium te gebruiken, lijkt me weinig verantwoord.

In de recente cyperologie is de tweede houding algemeen aanvaard, met dus een klein, maar vrijwel kosmopolitisch genus Cladium, dat makkelijk uit zijn verwanten kan worden herkend a.h.v. de spiralige bladstand, de goed ontwikkelde, dorsiventrale vlakke lamina, de holle stengel, de laagste bractea met lange lamina, de corymbiforme deelbloemgestellen, de spiralig geplaatste glumae, de 2 meeldraden, het rolronde vruchtje met discoïde basis, het zeer zwak ontwikkelde embryo,...

Tabel 8.12.6 : De affiniteiten van Rhynchocladium

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Cladium</u></b>	<b><u>Rhynchocladium</u></b>	<b><u>Machaerina</u></b>
<i>Bladstand</i>	spiralig	spiralig	distich
<i>Bladvorm dwars</i>	vlak	vlak	smal ruitvormig
<i>Deelbloemgestellen</i>	corymbiform	corymbiform	paniculaat
<i>Glumastand</i>	spiralig	distich	distich
<i>Aantal glumellae</i>	0	3 - 4 (6 ?)	0 - 6
<i>Aantal meeldraden</i>	2	2 (3 ?)	3
<i>Vruchtvorm</i>			
- <i>dwars</i>	rond	afgerond driekantig	afgerond driekantig met 3 vleugels
- <i>overlangs</i>	breed ovaal	spoelvormig	ovaal - spoelvormig
<i>Vruchttype</i>	steenvruchtachtig	nootje	nootje
<i>Stijlbasis</i>			
- <i>vorm</i>	gezwollen	lang, slank, weinig verdikt	konisch
- <i>behaving</i>	glad	glad	ruw



## 12.20. Rhynchocladium Koyama

---

### 1. Taxonomie

Type: Rhynchocladium steyermarkii (Koy.) Koy.

Uit de botanische schatkamer van de Guayana Highlands zijn in 1965 enkele specimens verzameld, die KOYAMA (1969a: 28) als een nieuwe soort voor Cladium s.s. heeft beschreven, met vrij afwijkende vrucht- en stijlvorm. Na verdere studie bleek deze soort in meer opzichten te verschillen van de bekende genera en werd dus m.i. terecht als type van een nieuw genus gekozen (KOYAMA 1972: 86). Tabel 8.12.6 geeft een overzicht van de nu bekende min of meer differentiërende kenmerken tussen Cladium, Rhynchocladium en Machaerina, de genera die als mogelijke verwanten worden gezien.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Rhynchocladium steyermarkii (Koy.) Koy.

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.40)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP, de bracteae hebben een gesloten bladschede, en elk draagt een corymbiform deelbloemgestel.
- Verdere gegevens over het vertakkingspatroon ontbreken, bij gebrek aan materiaal.
- Het aartje bestaat uit 9 distiche glumae, waarvan de grootste, gluma 3 een 2sl bloemetje axilleert, glumae 4 en 8 axillieren elk een m bloemetje, dat telkens door de hogere gluma wordt omhuld.
- Een 2sl bloemetje is opgebouwd uit 4(-6?) glumellae, met 2 laterale meeldraden (en een derde mediane?); de glumellae zijn lijnvormig, min of meer rolrond, vrij dicht met opwaarts gerichte stekels bezet; verder is er nog een trimeer gynoecium, met een zeer lange slanke, blijvende, maar niet geartikuleerde en gladde stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

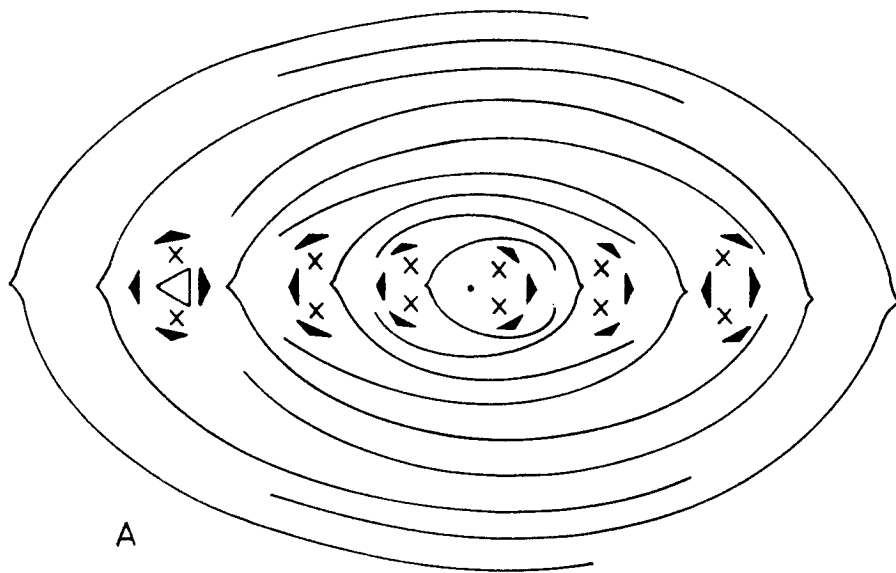


FIG. 8.12.40

Rhynchocladium steyermarkii (Koy.) Koy. —A: aartje, bovenzicht. (A: Steyermark & Dunsterville 113313, NY).

## 12.20. Rhynchocladium

B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- Steyermark & Dunsterville 113313, Venezuela (NY)

## 3. Aanvullende gegevens

A. Bloemgestel:

- Uit de beschrijving bij KOYAMA (1969a: 28) blijken enige verschillen met mijn -beperkte- waarnemingen: het aartje kan 6-7 glumae bezitten, waarvan de laagste drie leeg zijn, de vierde draagt het 2sl bloemetje, de volgende dragen elk een m bloemetje; het m bloemetje heeft 3 meeldraden, het 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden en een trimeer gynoecium. De glumellae waren eerst over het hoofd gezien: "setae hypogynae desunt" (l.c.), maar later toch opgemerkt: "setae hypogynae 6, filiformes, compressae, laeves" (KOYAMA 1972: 86). Wegens de geringe omvang van het beschikbare materiaal kan ik me niet uitspreken over de korrektheid van deze gegevens.

B. Embryo: —

C. Vegetatieve anatomie: —

## 4. Bespreking

Voor deze zeer merkwaardige soort is terecht een monotypisch genus opgericht, vermits ze door haar kenmerkenkombinatie in geen bestaand genus past zonder dit laatste inhomogeen te maken: het bezit van 1) spiralig geplaatste bladeren met vlakke, dorsiventrals lamina, 2) grote primaire bracteae die corymbiforme deelbloemgestellen axilleren, 3) een als geheel desarticulerend aartje met distiche glumae die een 2sl bloemetje en een aantal m bloemetjes erboven dragen, en 4) een 2sl bloemetje met lange glumellae die de twee (of drie?) meeldraden en het trimerie vruchtbeginsel met zijn zeer lange, niet gearticuleerde, blijvende stijlbasis omgeven, maken van deze soort een zeer opvallende, originele verschijning.

Reeds bij KOYAMA (1972: 88) is het duidelijk dat deze soort zich noch bij Cladium s.s. noch bij Machaerina laat aansluiten, omdat ze bijzonder duidelijk van beide groepen afwijkende eigenschappen bezit. Een dichte verwantschap is bijgevolg niet waarschijnlijk, Rhynchocladium moeten we zien als een relatief oude zijtak van de Cladium-stam. Een andere mogelijke, maar toch twijfelachtige afleiding kunnen we ons indenken uit de Rhynchosporeae, waarmee dit genus enige gemeenschappelijke kenmerken deelt. De Zuidamerikaanse concentratie van Rhynchosporeae-soorten en -diversiteit maakt het ontstaan van een sterk aberrante vorm ietwat aannemelijk. De trimerie van het gynoeceum en de vorm en textuur van de stijlbasis bieden evenwel sterke tegenargumenten. In dit geval zou de embryografie wel wat opheldering kunnen brengen.

## 12.21. Machaerina Vahl

---

### 1. Taxonomie

Type: Machaerina restioides (Swartz) Vahl

Ook hier wordt, net zoals voor Baumea, verwezen naar de bespreking onder Cladium (zie ook tabel 8.12.5A+B). Enkele auteurs (o.a. KOYAMA 1956; KERN 1959) omschrijven Machaerina in de brede zin, incl. Baumea. Recent heeft BLAKE (1969: 22-26) aangetoond dat er weliswaar slechts enkele, maar toch vrij duidelijke verschillen bestaan tussen Baumea (incl. Chapelliera Nees) enerzijds en Machaerina (incl. Vincentia Gaudich.) anderzijds. VANHECKE (1974: 373-374) ziet bij deze verschillen echter geleidelijke overgangen tussen de twee extremen; ook RAYNAL (1972a: 111) is niet helemaal overtuigd van de noodzaak om deze twee taxa op genusniveau te onderscheiden, hoewel hij toch de verschillende vruchtstructuur (zie BLAKE l.c.) gebruikt om beide uiteen te houden. De scheiding wordt hier aangehouden, om de reden die ook bij Baumea is vermeld. Voor meer gegevens wordt verwezen naar de bespreking bij Cladium (genus 12.19).

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Machaerina anceps (Poir.) Bojer

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.41)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP, de bracteae bezitten een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP, de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- Het aartje bestaat uit 7-9 distiche glumae, met 2-4 bloemetjes, geaxilleerd door de grotere glumae 2 en 3, resp. 2, 3, 4 en 5, en telkens omhuld door de hogere gluma; de lagere bloemetjes zijn 2sl.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden zonder glumella, en een trimeer gynoecium, met een driekantige, min of meer aflopende, blijvende stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

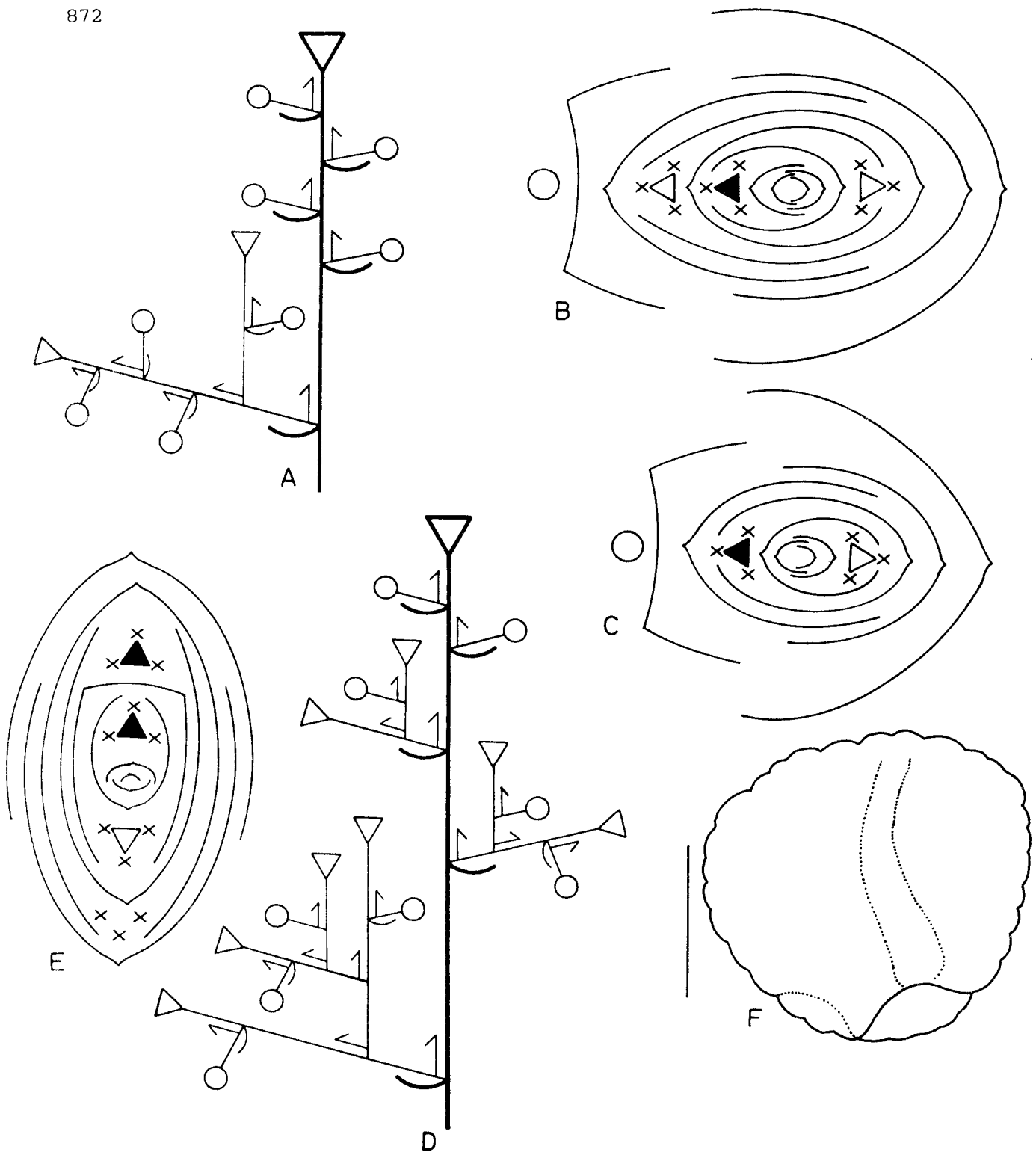


FIG. 8.12.41

*Machaerina anceps* (Poir.) Bojer -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B-C: laterale aartjes, bovenzicht. (A-C: Humbert & Capuron 24417, P).

*M. angustifolia* (Gaud.) Koy. -D: deelbloemgestel, zijzicht. -E: terminaal aartje, bovenzicht. (D-E: Degener 3912, U).

*M. restioides* (Sw.) Vahl -F: embryo, sagittaal. (F: Boldingh 1414, U).

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1929b, sub Cladium).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- H. Humbert & R. Capuron 24417, Madagascar (P)

2) Machaerina angustifolia (Gaud.) Koy.

A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.41)(\*A)

- Zoals bij M. anceps, maar het aartje heeft 9 glumae, de grootste gluma 4 draagt een 2sl bloemetje, gluma 2, 3 en 5 dragen elk een (funktioneel) m bloemetje.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 355-365, fig. 49).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Degener 3912, Hawaii (U)

3) Machaerina falcata (Nees) Koy.

A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.42)

- Zoals bij M. anceps, maar het aartje heeft 5 glumae, waarvan de grootste glumae 2 en 3 elk een 2sl bloemetje, en gluma 4 een m bloemetje dragen.

Besluit: Rhynchospora-type.

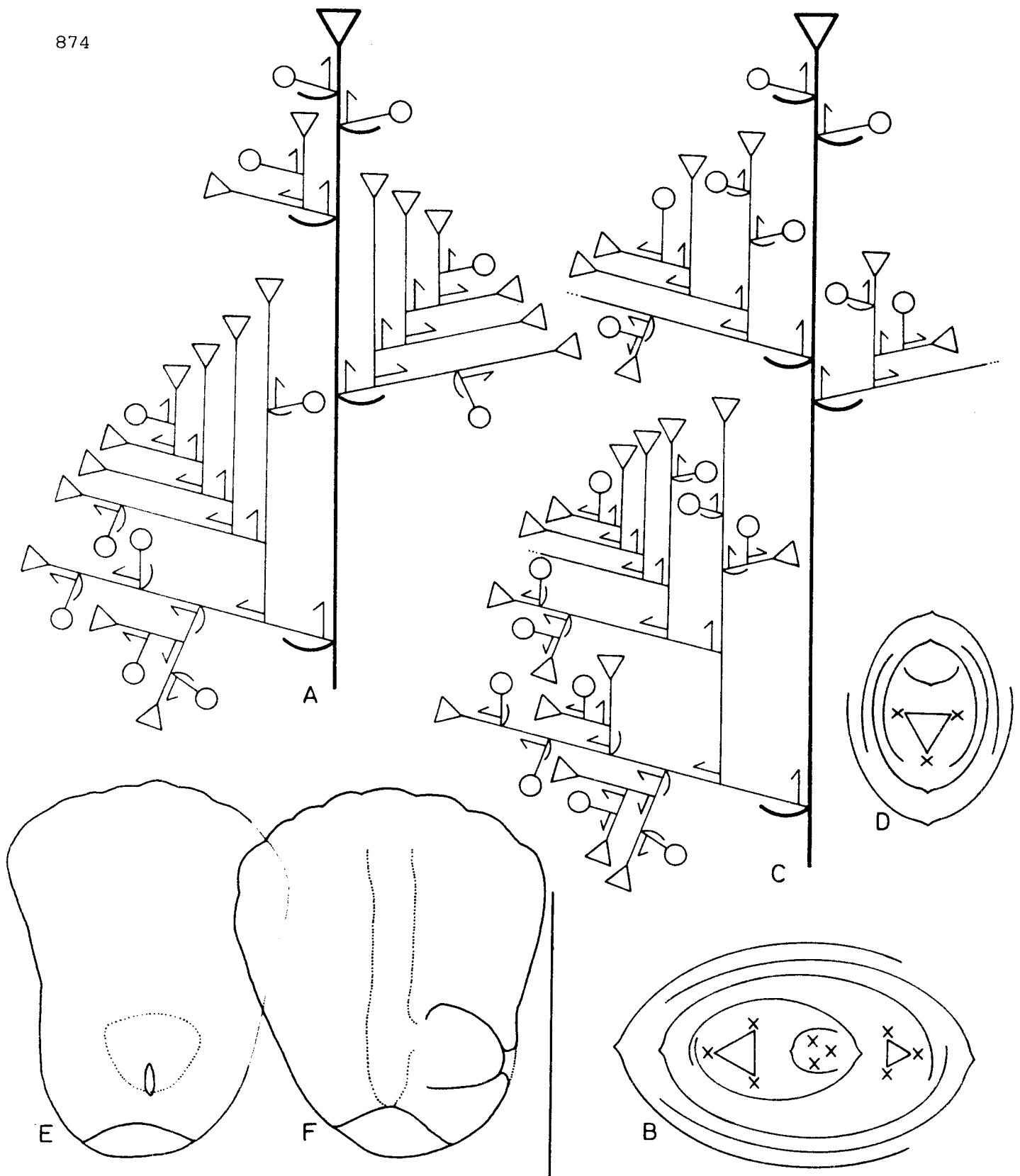


FIG. 8.12.42

*Machaerina falcata* (Nees) Koyama -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: terminaal aartje, bovenzicht. (A-B: Ramos BS 42235, U).

*M. sinclairii* (Hook.f.) Koy. -C: deelbloemgestel, zijzicht. -D: terminaal aartje, bovenzicht. -E: embryo, sagittaal. -F: id., frontaal. (C-D: Trevvarthen s.n., U; E-F: Elmer 17638, U).



B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- Degener 28330, Hawaii (WAG)
- M. Ramos BS 42235, Filippijnen (U)

4) Machaerina restioides (Sw.) Vahl

A. Bloemgestel:

- Zoals bij M. anceps, maar het aartje heeft 9 glumae, glumae 2-7 axilleren elk een 2sl bloemetje, waarvan de bovenste wellicht funktioneel m zijn.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden met glumella, verder nog 3 supplementaire glumellae, en een tri-meer gynoecium; de glumellae zijn ongeveer even lang als het vruchtje en bezet met opwaarts gerichte tandjes.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (FIG. 8.12.41)

- Hoogstwaarschijnlijk werden onvolgroeide embryo's bestudeerd, hoewel die uit schijnbaar volkomen ontwikkelde vruchtjes werden gehaald.
- Sagittaal: - breed obovaal tot bijna cirkelvormig;
  - b1 (nog?) niet ontwikkeld, slechts een sublaterale groef merkbaar;
  - wk vrij goed ontwikkeld, ingezonken, subbasaal.
- Frontaal: - omtrek als sagittaal;
  - ks (nog?) niet gevormd.

Besluit: Carex-type, (nog?) heel weinig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- I. Boldingh 1414, Saba eiland (U)
- A. Töpffer, Fl. Exsicc. Ind. Occ. 744 (L)

5) Machaerina sinclairii (Hook. f.) Koy.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.42)(\*A)

- Zoals bij M. anceps, maar het aartje heeft 5 glumae, de grootste gluma 3 axilleert een 2sl bloemetje, gluma 2 soms ook, gluma 4 soms een m bloemetje.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: (VANHECKE 1974: 372-373, fig. 23) (FIG. 8.12.42)

- Het door VANHECKE (l.c.) bestudeerde embryo was heel klein en quasi totaal ongedifferentieerd. Enkele vol-groeide embryo's zijn aangetroffen in vruchtjes van het door mij bijeengebrachte materiaal, en deze worden nu beschreven.
- Sagittaal: - omgekeerd breed peervormig;
  - b1 goed ontwikkeld, lateraal;
  - wk goed ontwikkeld, ingezonken, basaal.
- Frontaal: - omtrek als sagittaal;
  - ks spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- A.D.E. Elmer 17638, Filippijnen (U)
- Lörzing 9977, Sumatra (L)
- Rahmat si Boeea 5946, ibid. (L)
- Rahmat si Boeea 6109, ibid. (L)
- Rahmat si Boeea 10530, ibid. (L)
- Rant 727, Molukken (L)
- C.B. Trevarthen s.n., 1951, Nieuw-Zeeland (U)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Een aantal soorten (o.a. M. sinclairii) vertonen een gelijkaardig verschijnsel als is waargenomen bij Gahnia, nl. extreme verlenging van de helmraden na de anthesis, functioneel bij de vruchtverspreiding.
- Het voorkomen van glumellae (borstelharen) wisselt van soort tot soort, bij enkele zijn 6 min of meer goed ontwikkelde borstelharen aanwezig, bij andere soms 1-2 zwak ontwikkelde, en bij veel soorten zijn ze zelfs nog nooit waargenomen.

## B. Embryo:

- VANHECKE (1970: 25, fig. 28 & 1974: 372-373, fig. 22) heeft een embryo van Machaerina maingayi (C.B. Clarke) Koy. kunnen bestuderen; dit lijkt vrij goed op de andere Machaerina-embryo's, maar is wat minder gedifferentieerd, de ligging van b1 en wk is resp. meer sublateraal en subbasaal; het blijven niettemin vrij kleine verschillen.

## C. Vegetatieve anatomie:

- Ook voor dit genus (en voor Cladium s.l.) heeft PFEIFFER (1927a: 140) de aanwezigheid van moniliforme chlorenchymcellen in de bladlamina vastgesteld.

## 4. Bespreking

Bij de beoordeling van Machaerina moeten we onvermijdelijk ook Baumea betrekken. Uit vroegere revisies is gebleken dat beide genera zeker nauwe verwanten voorstellen; meestal werden ze onder één noemer gebracht, zoals bij KÜKENTHAL (1942a: 8-9) en KOYAMA (1956: 62), als resp. Cladium s.l. (met 3 subgenera: Machaerina, Baumea en Cladium) en Machaerina s.l. (met 3 sectiones: Machaerina, Vincentia, Baumea). Later heeft BLAKE (1969: 25-26) deze taxa als genera behandeld, maar in essentie is daardoor niets veranderd; steeds dezelfde kenmerken blijven gebruikt ter differentiatie (vruchtbouw, aantal fertiele bloemetjes per aartje, vorm van de bladeren,...) (tabel 8.12.5A+B), waarbij alleen de vruchtbouw als absoluut differentiërend zou werken (BLAKE 1969: 23-24). Embryografisch zijn slechts geringe verschillen te noteren. Reeds RAYNAL (1972a: 103, 111) uitte enige twijfel over de generische waarde van Baumea, en VANHECKE (1974: 373-374) kon wijzen op de duidelijke infragenerische variabiliteit van de vruchtkenmerken in Baumea én in Machaerina, in zoverre dat de schijnbaar scherpe grenzen die door BLAKE (l.c.) waren gesteld, eerder vaag bleken te worden door de aanwezigheid van overgangsvormen.

Wegens het ontbreken van een recente revisie en een gedetailleerd vruchtanatomische studie meen ik dat voorzichtigheids-halve beide genera voorlopig nog best uiteen worden gehouden, a.h.v. de reeds vermelde verschillen in vruchtbouw: gesteeld, gevleugeld en voorzien van een 3-kantige, min of meer aflopende stijlbasis bij Machaerina, en niet gesteeld, niet gevleugeld, met een afgeronde, niet aflopende stijlbasis bij Baumea. Met VANHECKE (1974: 375) kunnen we besluiten: "a new revision of Machaerina s.l. is needed"!

12.22. Baumea Gaud.

## 1. Taxonomie

Lectotype: Baumea glomerata Gaud. (BLAKE 1969: 23)

De hoofdlijnen uit de historie van dit genus zijn reeds belicht onder Cladium. Nauwe verwantschap met Machaerina kan moeilijk worden ontkend, in feite komt de recente betwisting neer op de vraag naar de taxonomische rang waarop beide taxa kunnen worden onderscheiden (tabel 8.12.5A+B). Hier wordt de argumentatie van BLAKE (1969: 24, fig. 1) gevolgd, en Baumea op genusniveau onderscheiden van Machaerina: omdat deze grenzen op veel plaatsen in de rhynchosporoïde groep nog steeds onduidelijk blijven, lijkt het nuttig om kleinere, homogene, herkenbare groepjes zoveel mogelijk afzonderlijk te houden in de bespreking.

Twee andere (oorspronkelijk) monotypische genera moeten hierbij worden ingesloten, nl. Chapelliera Nees (type: C. iridifolia (Poiret)(Willd. ex Link) Nees = B. iridifolia (Poiret)(Willd. ex Link) Nees), een endem van Madagascari, en Trachyrhynchium Nees (type: T. iridifolium Nees = B. mariscoides Gaud.), een wijd verbreide Pacifische soort). Van dit laatste genus is de validiteit wat onzeker -het is niet opgenomen in FARR c.s. (1979)!- maar controle heb ik nog niet kunnen uitvoeren.

## 2. Gegevens per soort

1) Baumea disticha (C.B. Clarke) S.T. Blake

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.43)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae hebben een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP; profyllen zijn goed ontwikkeld.
- Het aartje bestaat uit 2-3 distiche glumae, met een enkel 2sl bloemetje, geaxilleerd door gluma 1 of 2, omhuld door de hogere gluma.

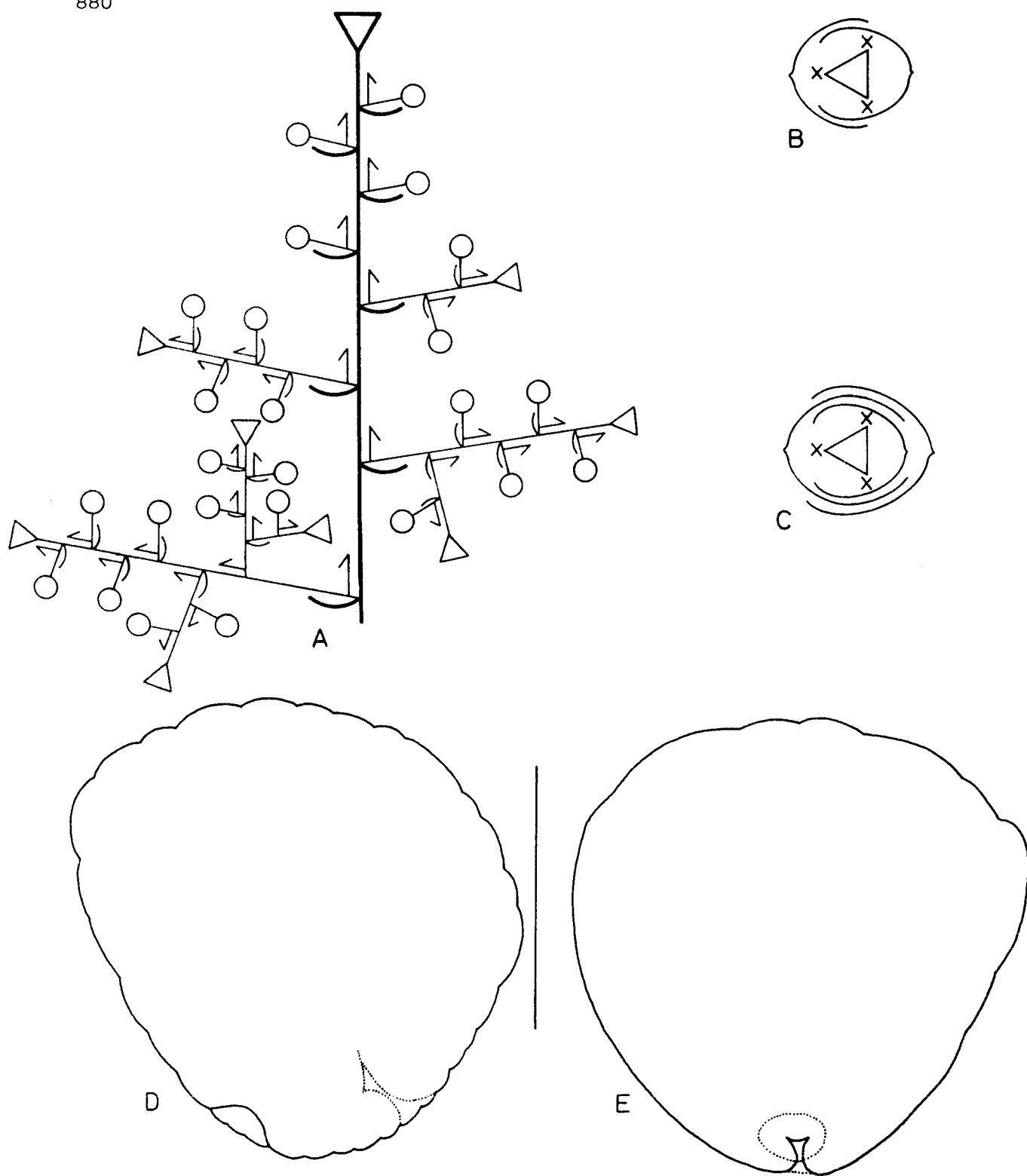


FIG. 8.12.43

*Baumea disticha* (C.B. Clarke) S.T. Blake -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B-C: terminale aartjes, bovenzicht. -D: embryo, sagittaal. -E: id., frontaal. (A-C: Elmer 12401, U; D-E: naar VANHECKE 1970: fig. 30).

## 12.22. Baumea

- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden, zonder glumella, en een trimeer gynoecium, met een konisch verdikte, ruw behaarde, blijvende stijlbasis.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VANHECKE 1974: 395, fig. 24, sub Machaerina micranthes (Clarke) Koy.) (FIG. 8.12.43)

- De omtrek is breed obovaal, met lichtjes ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is weinig ontwikkeld, iets schuin lateraal;  
- wk is matig ontwikkeld, subbasaal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: overgang Carex- naar Schoenus-type, weinig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PEISL (1957: 234, sub Cladium philippinense Merr.).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- A.D.E. Elmer 12401, Filippijnen (U)
- Ramos & Edano BS 33476, ibid. (L)

## 2) Baumea glomerata Gaud.

A. Bloemgestel: (\*A)

- Zoals bij B. disticha, maar het aartje is opgebouwd uit 3-4 distiche glumae, waarvan de laagste 2-3 elk een 2sl bloemetje axilleren.

Besluit: Rhynchospora-type.

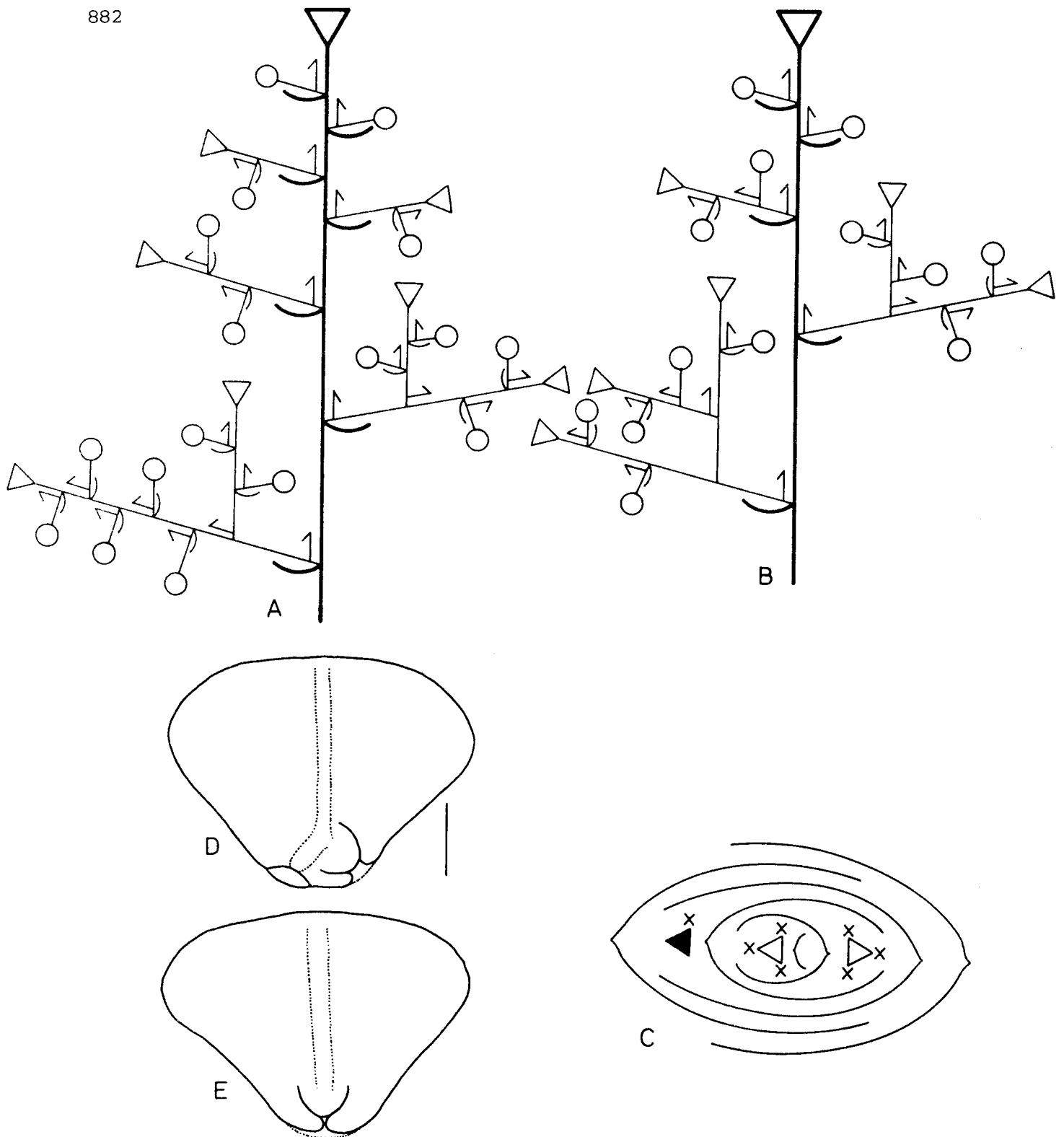


FIG. 8.12.44

*Baumea juncea* (R.Br.) Palla -A: deelbloemgestel, zijzicht. (A: Oldfield s.n., U).

*B. laxa* (Nees) Böck. -B: deelbloemgestel, zijzicht. -C: terminaal aartje, bovenzicht. (B-C: Oldfield s.n., U).

*B. glomerata* Gaud. -D: embryo, sagittaal. -E: id., frontaal. (D-E: Elmer 13145, U).



## 12.22. Baumea

B. Embryo: (VANHECKE 1974: 394, fig. 25)(FIG 8.12.44)

- Zoals bij B. disticha, maar b1 schuin lateraal en wk basaal, iets minder gedifferentieerd.

Besluit: Carex-type, weinig ontwikkeld.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- Clemens 30900, Borneo (L)
- A.D.E. Elmer 13145, Filippijnen (U)
- K. Gjellerup 164, Nieuw Guinea (U)

3) Baumea juncea (R.Br.) Palla

A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.44)(\*A)

- Zoals bij B. disticha, maar de bestudeerde aartjes waren te jong om de geslachtsverdeling te kunnen bepalen.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: nog niet bestudeerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PEISL (1957: 232, sub Cladium).
- METCALFE (1971: 356-366, fig. 50 p.p., sub Machaerina).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- S.T. Blake 1380, Australië (BRI)
- Oldfield s.n., s.d., ibid. (U)
- C.T. White s.n., 1914, ibid. (BRI)

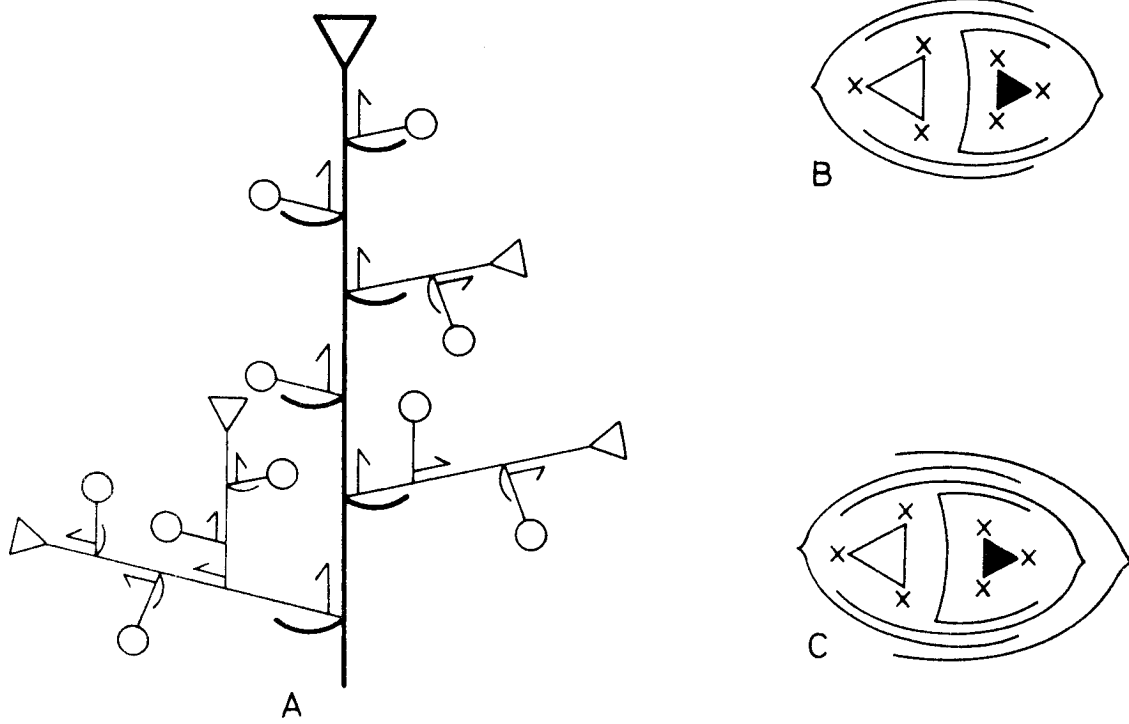


FIG. 8.12.45

*Baumea mariscoides* Gaud. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B-C: terminale aartjes, bovenzicht. (A-C: Brass 3478, U).

## 12.22. Baumea

4) Baumea laxa (Nees) Böck.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.44)

- Zoals bij B. disticha, maar het aartje heeft 6 distiche glumae, waarvan glumae 2, 3 en 4 elk een 2sl bloemetje axilleren.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1929b: sub Cladium).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Oldfield s.n., s.d., Australië (U)

5) Baumea mariscoides Gaud.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.45)

- Zoals bij B. disticha, maar het aartje is opgebouwd uit 3-4 distiche glumae, waarvan gluma 1 of 2 een 2sl bloemetje axilleert, en gluma 2 of 3 soms een funktioneel m bloemetje.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: nog niet bestudeerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 356-366, fig. 49 p.p., sub Machaerina meyenii Degener).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- L.J. Brass 3478, Salomons Eilanden (U)
- E.L. Caum s.n., 1929, Hawaii (L)
- Degener 28296, Hawaii (BRI)
- M. Ramos & J. Pascasio BS 35209, Filippijnen (BRI)

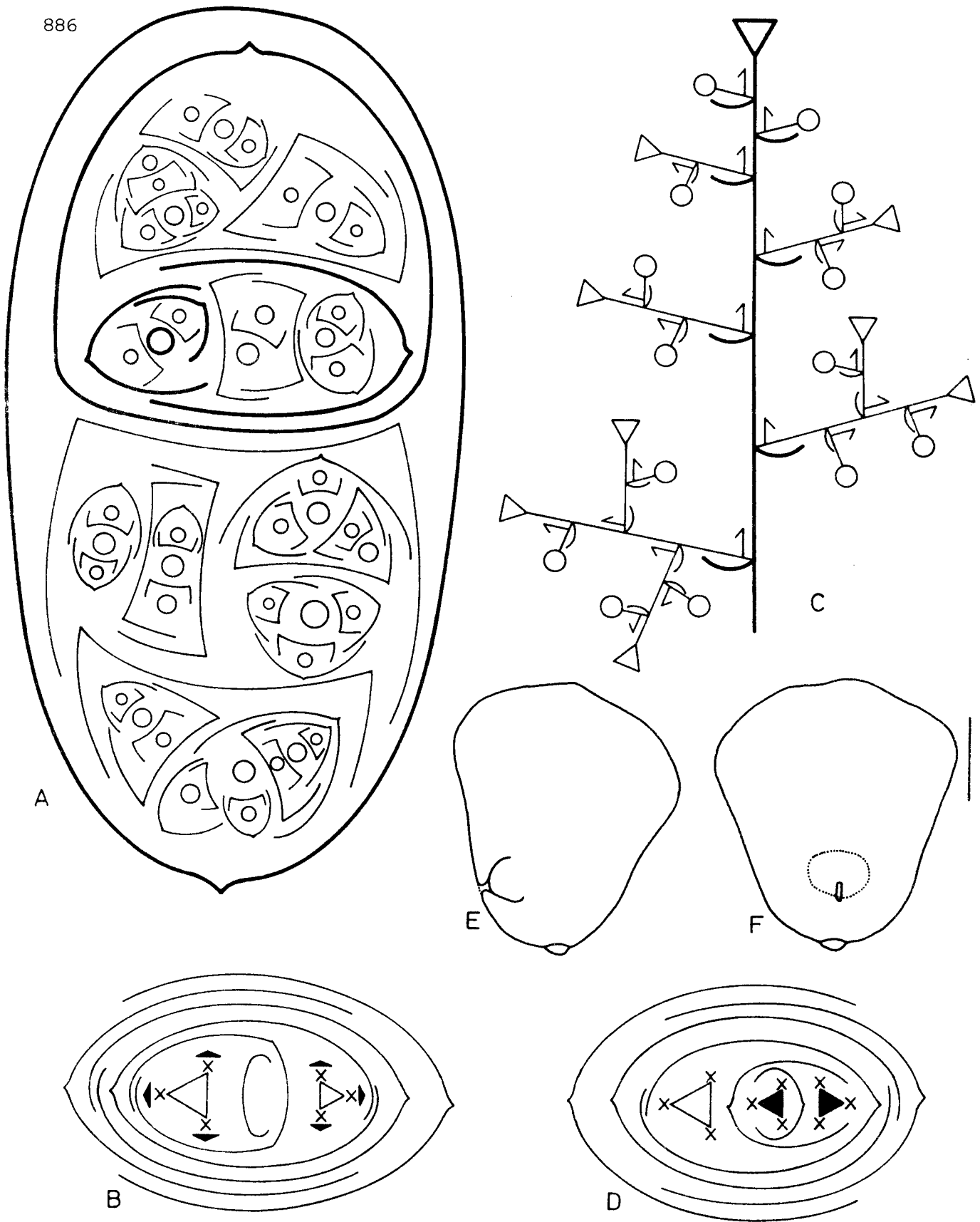


FIG. 8.12.46

*Baumea montana* J. Raynal -A: deelbloemgestel, bovenzicht. -B: terminaal aartje, bovenzicht. (A-B: Humbert 22648, P).

*B. teretifolia* (R.Br.) Palla -C: deelbloemgestel, zijzicht. -D: terminaal aartje, bovenzicht. -E: embryo, sagittaal. -F: id., frontaal. (C-D: Cross 3700, U; E-F: naar VANHECKE 1970: fig. 34).

6) Baumea montana J. Raynal

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.46)(\*A)

- Zoals bij B. disticha, maar met TVP-bijmenging op de primaire zijassen.
- Het aartje bestaat uit 6 distiche glumae, waarvan de grootste glumae 3 en 4 elk een 2sl bloemetje dragen.
- Het bloemetje bestaat uit 3 meeldraden, 3 zeer kleine glumellae, en een trimeer gynoecium.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie:

- RAYNAL (1972a: pl. 2).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- H. Humbert 22648, Madagascar (P, holotype).

7) Baumea teretifolia (R.Br.) Palla

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.46)(\*A)

- Zoals bij B. disticha, maar de aartjes bezitten 6 glumae, waarvan gluma 3, 4 en 5, de grootste glumae, elk een bloemetje dragen, maar alleen het laagste bloemetje is 2sl, de hogere zijn funktioneel m.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VANHECKE 1974: 373, fig. 28, sub Machaerina) (FIG. 8.12.46)

- Zoals bij B. disticha.

Besluit: Schoenus-type, weinig gedifferentieerd.

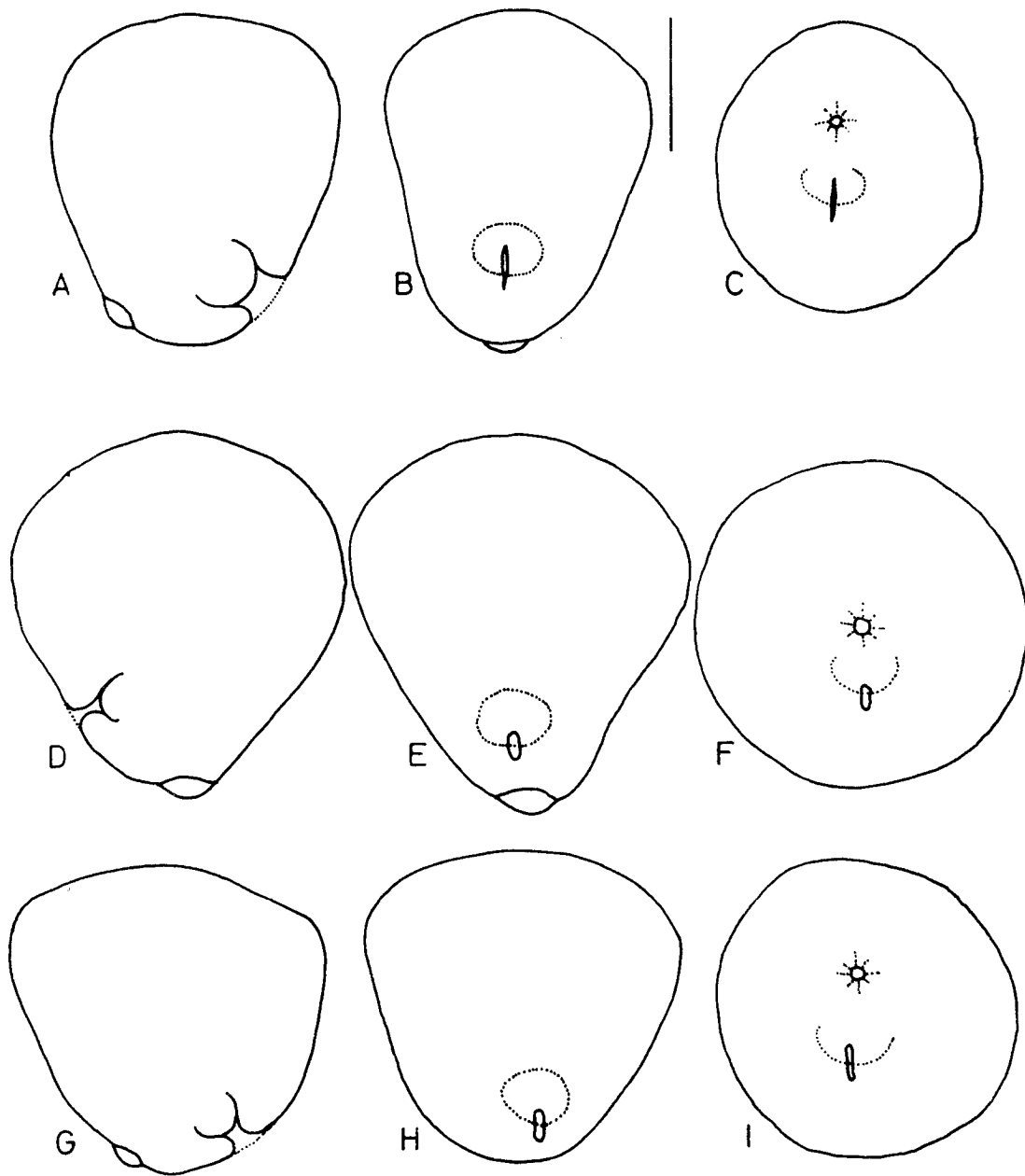


FIG. 8.12.47

*Baumea articulata* (R.Br.) S.T. Blake —A: embryo, sagittaal. —B: id., frontaal. —C: id., basaal. (A-C: naar VANHECKE 1970: fig. 33).

*B. deplanchei* Böck. —D: embryo, sagittaal. —E: id., frontaal. —F: id., basaal. (D-F: o.c.: fig. 32).

*B. rubiginosa* (Spreng.) Böck. —G: embryo, sagittaal. —H: id., frontaal. —I: id., basaal. (G-I: o.c.: fig. 35).

## 12.22. Baumea

## C. Vegetatieve anatomie:

- PEISL (1957, sub Cladium).
- METCALFE (1971: 356-366, fig. 50, sub Machaerina).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Betcher NSW 19893, Australië (L)
- D. Cross 3700, ibid. (U)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Alle bestudeerde soorten bezitten bracteae met een goed ontwikkelde bladschede, waaruit de zijtakjes schijnbaar gebundeld te voorschijn komen.
- Bij alle bestudeerde soorten omhullen de hogere glumae de bloemetjes, geaxilleerd door de lagere glumae; vooral bij de niet ontwikkelde vruchtjes is dit goed waarneembaar.

## B. Embryo: (FIG. 8.12.47)

- VANHECKE (1974: 373, fig. 26, 27, 29) heeft embryo's van nog drie andere soorten bestudeerd, nl. Baumea articulata (R.Br.) S.T. Blake, Baumea deplanchei (Böck.) Koy. en Baumea rubiginosa (Spreng.) Böck. (sub Machaerina). Deze wijken iets af van de reeds vermelde embryo's door de meer laterale ligging van b1 en wk; verder lijken ze er sprekend op, in vorm en ontwikkelingsgraad.

## C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1929b), PEISL (1957) en METCALFE (1971: 355-356) hebben nog verschillende andere Baumea-soorten anatomisch bestudeerd, echter onder Cladium of Machaerina, waardoor aan de eventuele anatomische verschillen tussen deze drie genera helaas niet voldoende aandacht is geschonken. Gemeenschappelijk bezitten ze evenwel de moniliforme chlorenchymcellen in de bladlamina (PFEIFFER 1927a: 140).

## 4. Bespreking

Een evaluatie van dit genus is niet los te denken van die van Machaerina. Enige min of meer differentiërende kenmerken en de problemen bij de toepassing ervan worden behandeld bij Machaerina. Samengevat komt het hierop neer dat we Baumea voorlopig als een zelfstandig genus erkennen naast Machaerina, vooral wegens gebrek aan ruime gegevens over de in deze groep blijkbaar differentiërende vruchtbouwkenmerken.



12.23. Lepidosperma Labill.

## 1. Taxonomie

Lectotype: Lepidosperma elatius Labill. (KOYAMA 1961: 73)

Reeds BENTHAM (1878: 385) had opgemerkt dat "this genus is one of the most natural among Cyperaceae", en de soortsafbakening binnen dit genus is gereputeerd bijzonder moeilijk en vaag. Toch zijn ook enkele min of meer afwijkende soorten beschreven, en vooral een bepaalde soort valt hierbij op, nl. L. australe (A. Rich.) Hook. f., ooit typesoort van het monotypisch genus Vauthiera A. Rich., als V. australis A. Rich. en later zelfs opgenomen in Cladium s.l. als C. australe (A. Rich.) Druce. KÜKENTHAL (1941a: 23-26) geeft in een lezenswaardige historische schets van dit genus een uiteenzetting van de moeilijkheden die deze soort met zich meebrengt, maar komt niettemin tot het m.i. gerechtvaardigde besluit dat dit taxon, vooral door het bezit van 6 brede, verdikte glumellae, toch in Lepidosperma is onder te brengen, zij het dan op het niveau van subgenus, met als differentiërende kenmerken: eenbloemige aartjes, ellipsoïdale vruchtjes, breed pyramidale vorm en ruwharigheid van de stijlbasis. Twee andere, iets minder aberrante soorten, L. perteres C.B. Clarke en L. pauperum Kük., beide endemisch in Nieuw-Caledonië, wijken eveneens af door hun armbloemige aartjes, ellipsoïdale vruchtjes en snavelvormige (maar kale) stijlbasis, en die twee worden eveneens op subgenusniveau onderscheiden.

Het belangrijkste kenmerk, de bouw van de 6 glumellae, is soms moeilijk waarneembaar, vooral op jong, bloeiend materiaal: de glumellae bereiken hun karakteristieke vorm slechts tijdens de vruchtrijping. Toch zijn soorten uit dit genus vrij makkelijk te herkennen aan de bijzondere bladvorm en het algemeen uitzicht van het bloemgestel. De affiniteiten worden samengevat in tabel 8.12.7.

## 2. Gegevens per soort

subgenus Lepidosperma

=====

1) Lepidosperma chinense Nees

A. Bloemgestel: (KERN 1974: 668, fig. 75; MEERT 1978: 112-113, fig. 195-196)

- De hoofdas vertakt volgens een min of meer verdicht NVP, de bracteae bezitten een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken eveneens volgens NVP, de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- Het aartje bestaat uit 4-6 spiralig geplaatste glumae; de voorlaatste gluma axilleert een 2sl bloemetje, de gluma eronder een (funktioneel) m bloemetje, de bloemetjes worden omhuld door de hogere gluma.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3 meeldraden met glumella, nog 3 supplementaire glumellae en een trimeer gynoeceum, waarop een korte, niet verdikte stijlbasis blijft vastzitten.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo (VANHECKE 1974: 375, fig. 33) (FIG. 8.12.48)

- Sagittaal: - de omtrek is breed omgekeerd driehoekig;
  - b1 is matig ontwikkeld, schuin lateraal;
  - wk is matig ontwikkeld, schuin basaal.
- Frontaal: - de omtrek is breed tolvormig;
  - ks is smal spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, matig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PEISL (1957: 212).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- H.H. Chung 2308, China (K)
- W. Meijer 5154, Sumatra (L)
- C. van Steenis 8698, ibid. (L)

12.23. *Lepidosperma*2) *Lepidosperma effusum* Benth.

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij *L. chinense*, maar het bestudeerde materiaal is erg jong, de structuur van de aartjes is niet waarneembaar.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- W.F. Fitzgerald NSW 19765, Australië (K)
- F. von Mueller s.n., s.d., ibid. (BR)

3) *Lepidosperma elatius* Labill.

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij *L. chinense*, maar het aartje is opgebouwd uit 6 glumae, en gluma 4 axilleert een 2sl bloemetje.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes voorhanden.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 143-144).
- METCALFE (1971: 336-341, fig. 46).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Constable NSW 22215, Australië (U)
- J.H. Maiden s.n., 1908, Tasmanië (L)

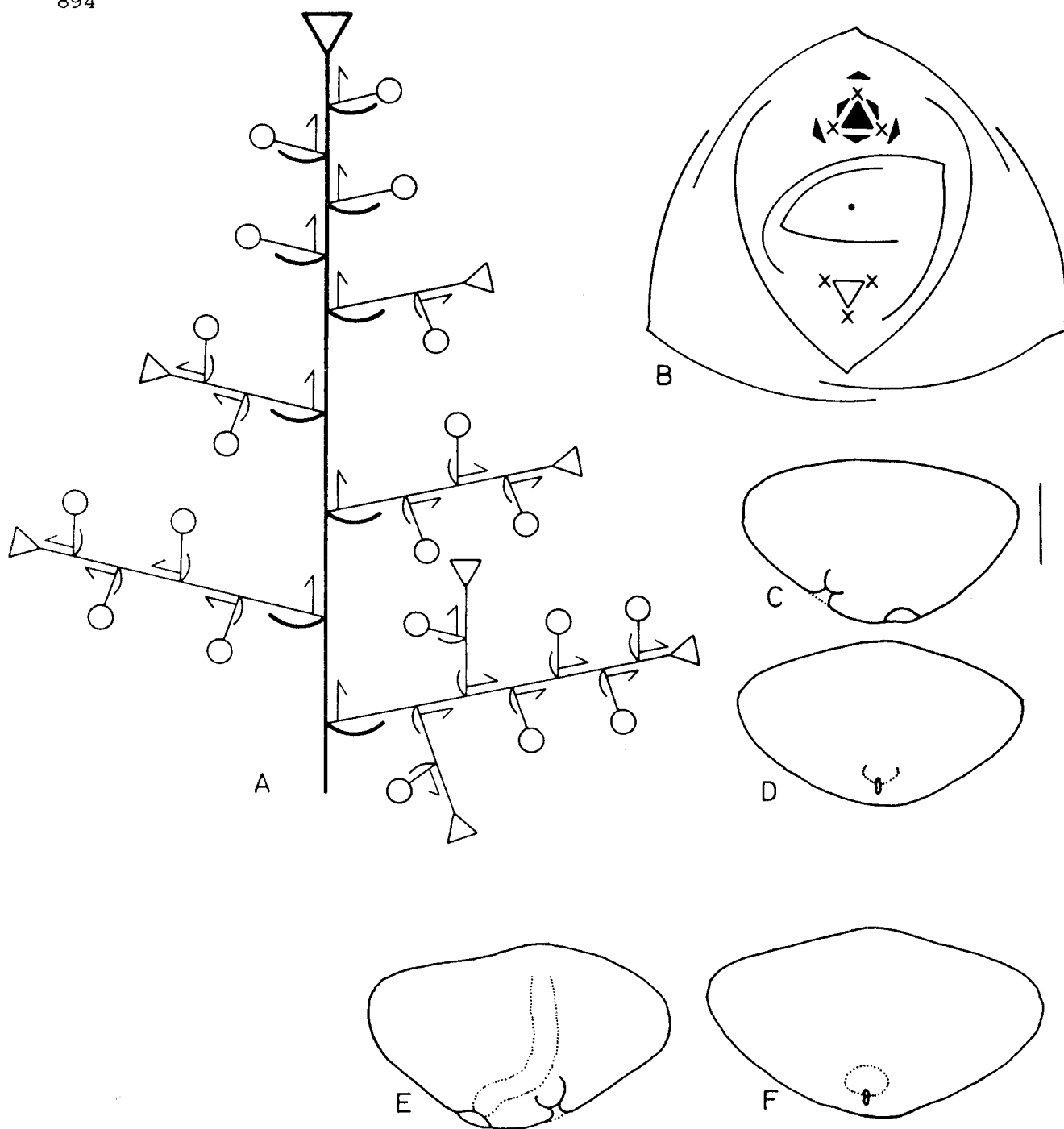


FIG. 8.12.48

Lepidosperma exaltatum R.Br. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: aartje, bovenzicht. (A-B: Morrison s.n., U).

L. chinense Nees -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (C-D: naar VANHECKE 1970: fig. 26).

L. longitudinale Labill. -E: embryo, sagittaal. -F: id., frontaal. (E-F: naar VANHECKE 1970: fig. 24).

4) Lepidosperma exaltatum R.Br.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.48)

- Zoals bij L. chinense, maar het aartje is opgebouwd uit 6 spiralig geplaatste glumae; de grootste glumae 3 en 4 axilleren resp. een funktioneel m en een 2sl bloemetje.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 143-144).
- CHERMEZON (1929b).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- C.E. Hubbard 2497, Australië (K)
- Morrison s.n., 1890, ibid. (U)

5) Lepidosperma squamatum Labill.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.49)

- Zoals bij L. chinense, maar een vage aanduiding van PVP is op de laagste zijassen waargenomen, een bevestiging is echter vereist.
- Een aartje is opgebouwd uit ca. 5 spiralig geplaatste glumae, waarvan de grootste gluma 3 een 2sl bloemetje axilleert, omhuld door gluma 4.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: (VANHECKE 1974: 375, fig. 30) (FIG. 8.12.49)

- Sagittaal: - de omtrek is afgerond breed rhombisch;
  - b1 is matig ontwikkeld, sublateraal;
  - wk is matig ontwikkeld, subbasaal.
- Frontaal: - de omtrek is afgerond breed rhombisch;
  - ks is smal spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, matig gedifferentieerd.

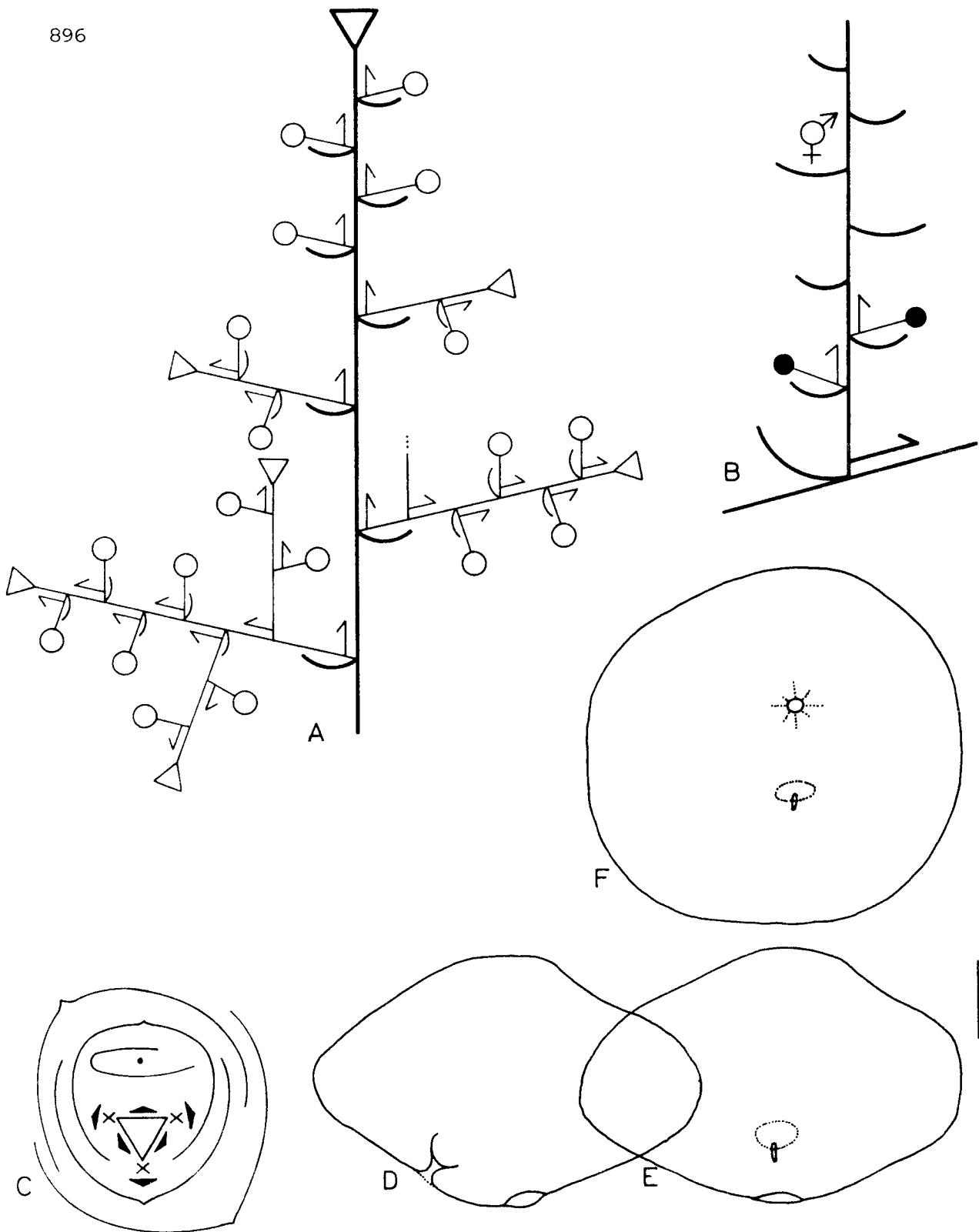


FIG. 8.12.49

*Lepidosperma squamatum* Labill. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: terminaal aartje en twee onderontwikkelde laterale aartjes, zijzicht. -C: aartje, bovenzicht. -D: embryo, sagittaal. -E: id., frontaal. -F: id., basaal. (A-C: Constable NSW 52341, U; D-F: naar VANHECKE 1970: fig. 23).

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 143-144).
- CHERMEZON (1929b).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Constable NSW 52341, Australië (U)
- F.A. Rodway 67, ibid. (K)
- F.A. Rodway 1776, ibid. (K)

subgenus Cladiopsis Kük.  
=====

6) Lepidosperma perteres C.B. Clarke

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.50)

- Zoals bij L. chinense, maar met vage aanduiding van PVP.
- Het aartje is 8-glumig, alleen gluma 6 axilleert een 2sl bloemetje.
- In een deel van het bestudeerde waren de aartjes sterk aangetast, door een onbekende oorzaak.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PEISL (1957: 217).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Cribbs 279, Nieuw-Caledonië (L)
- Guillaumin & Baumann-Bodenheim 13220, ibid. (GENT)

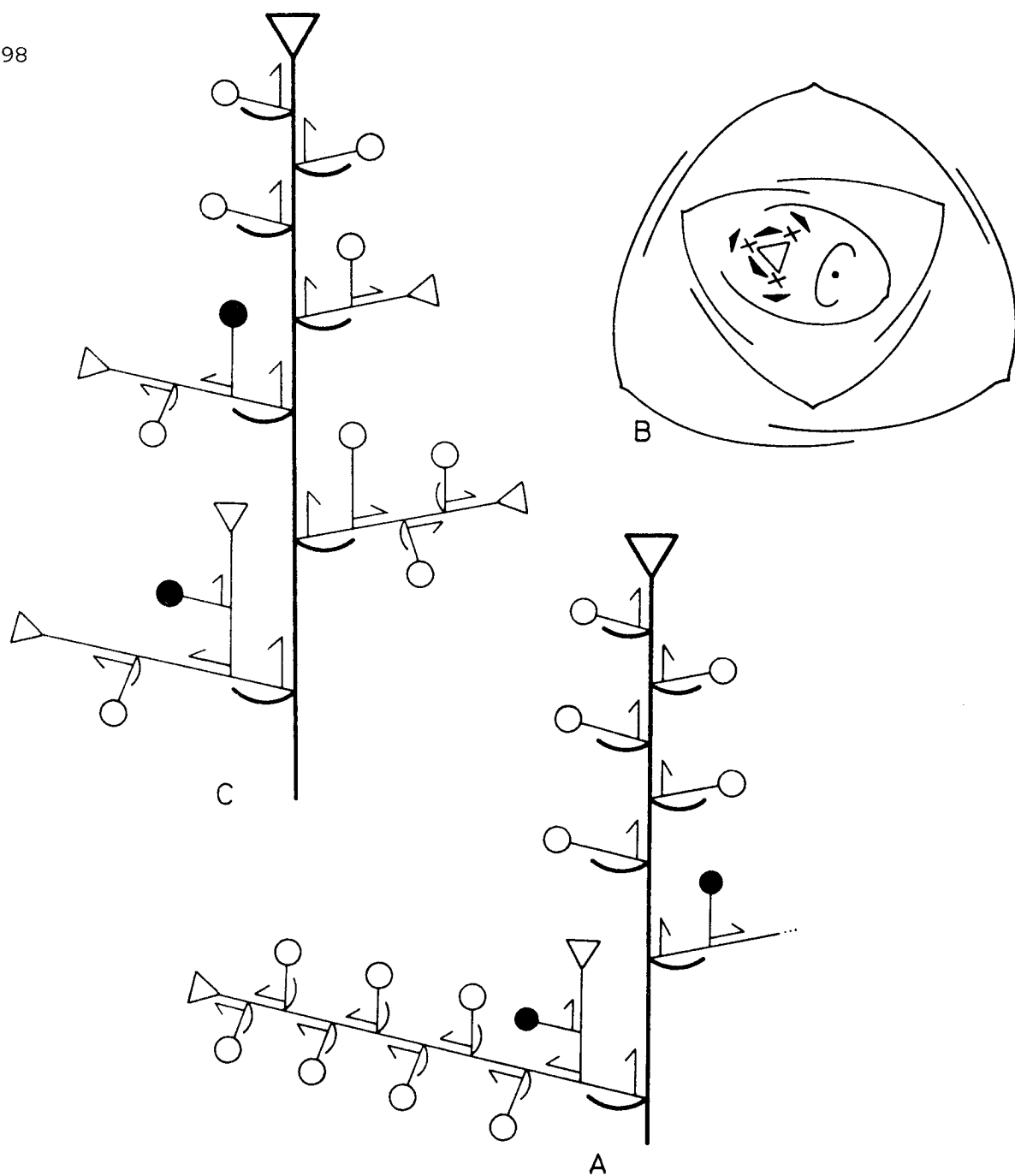


FIG. 8.12.50

Lepidosperma perteres C.B. Clarke —A: deelbloemgestel, zijzicht. —B: aartje, bovenzicht. —C: bloemgestel, zijzicht. (A-B: Cribbs 279, L; C: Guillaumin & Baumann-Bodenheim 13220, GENT).



subgenus Vauthiera (A. Rich.) Hook. f.

=====

7) Lepidosperma australe (A. Rich.) Hook. f.

A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.51)

- Zoals bij L. chinense, maar het aartje bestaat uit 5 glumae; alleen gluma 3 axilleert een 2sl bloemetje; de blijvende stijlbasis is hier veel langer, slank, en duidelijk papilleus tot licht gestekeld.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes voorhanden.

C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 336-341).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- R. Mason & N.T. Moar 4977, Nieuw-Zeeland (L)

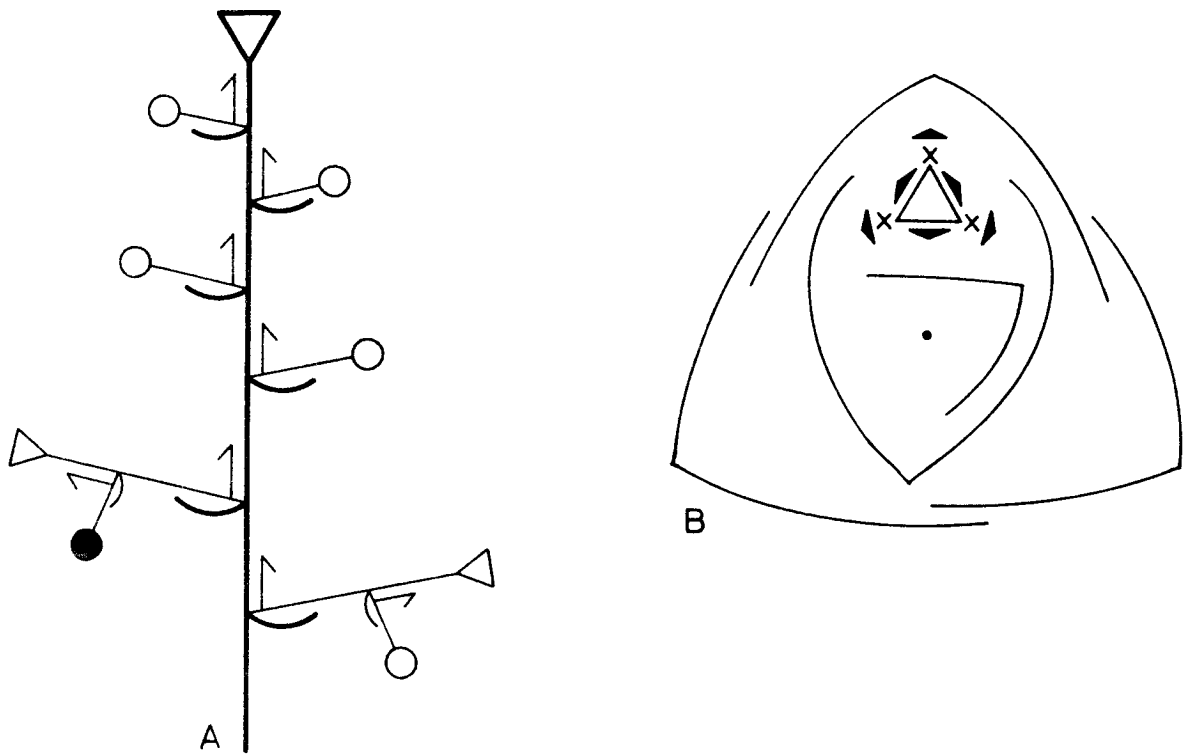


FIG. 8.12.51

Lepidosperma australe (A. Rich.) Hook.f. -A: bloemgestel, zijzicht. -B: aar-  
tje, bovenzicht. (A-B: Mason & Moar 4977, L).

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel: (\*A)

- EDGAR (1970: 200) beschrijft de glumae van Lepidosperma als "more or less distichous", KÜKENTHAL (1941a: 22) als "spiraliter dispositae", BLAKE (1969: 25) als "obscurely distichous to clearly spiral" en tenslotte KERN (1974: 668) als "spirally arranged". In elk geval staan ze nooit duidelijk distich tegenover elkaar, zoals dat wel kan worden waargenomen bij bvb. Baumea of Machaerina.
- Lepidosperma exsul C.B. Clarke wijkt in bepaalde opzichten af van alle andere soorten: het onderste bloemetje is 2sl en het bovenste m, de glumellae zijn en blijven lijnvormig, het vruchtje is obovoïdaal en lichtjes ruw; verder zijn bij deze plant de bladeren tot hun bladschede gereduceerd. Door al deze -voor Lepidosperma- ongewone kenmerken past deze soort goed in Tricostularia, zelfs volgens de sleutel die KÜKENTHAL (1944b: 218) heeft gemaakt. Het is bijgevolg niet duidelijk waarom deze soort toch in Lepidosperma is behouden (KÜKENTHAL 1941b: 124-125). Recent heeft WILSON (1980: 465) de logische overgang gemaakt en de synonymie met Tricostularia neesii Lehm. vastgesteld (zie aldaar!).

## B. Embryo: (FIG. 8.12.48)

- VANHECKE (1974: 375-376, fig. 30-33) heeft het embryo van L. laterale en L. longitudinale Labill. kunnen bestuderen. Die lijken goed op het reeds beschreven embryo van L. squamatum, maar zijn iets meer afgeplat.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 252-254), PFEIFFER (1927a: 143-144), CHERMEZON (1929b), PEISL (1957) en METCALFE (1971: 336-341) hebben nog een tiental andere soorten bestudeerd; die vertonen alle een eucyperoïde anatomie.
- Ook voor dit genus heeft PFEIFFER (1927a: 144) gewezen op het voorkomen van axiaal gestrekte en moniliform ingesnoerde chlorenchymcellen in de bladlamina.

Tabel 8.12.7 :De affiniteiten van Lepidosperma

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Gahnia</u></b>	<b><u>Lepidosperma</u></b>	<b><u>Baumea</u></b>	<b><u>Tricostularia</u></b>
<i>Blad</i>				
- stand	spiralig	distich	distich	spiralig
- vorm	vlak	zwaardv. / rolrond	zwaardv. / rolrond	vlak
- ligula	+	+	-	-
<i>Glumastand</i>	spiralig	spiralig	distich	distich
<i>Bloemetjes</i>				
- aantal	1 - 2	(1) 2 (3)	2 - 4	1 - 2 (3)
- fertiele	1h	1h	1 - 3 1	1h
<i>Glumellae</i>				
- aantal	0	3 + 3	0 / 3	3 + 3
- vorm	-	verbreed, verdikt	kort, borstelhaarv.	korte, iets verdikte schubjes
<i>Stijlbasis</i>				
- sterk verdikt	-	±	±	-
- beharing	kaal	kaal (iets behaard)	ruw behaard	vruchttop ruw behaard
<i>Embryo</i>				
- type	Schoenus	Schoenus	Carex - Schoenus	Helothrix
- differentiatie	+	± / +	± / +	+
- onttrek	rombisch - ovaal	breed tolvormig	obovaal	breed tolvormig

#### 4. Bespreking

Door o.a. de vegetatieve morfologie (zwaardvormig bladtype), de bloemgestelbouw en -habitus, de bijzondere chlorenchymcellen in de bladlamina komt dit genus dicht bij Baumea en Machaerina. Ook affiniteiten met Gahnia lijken me niet onmogelijk, door het blad met zijn ligula, de spiralige stand van de glumae, de kleine en weinig verdikte stijlbasis, en dezelfde typische chlorenchymcellen. Van beide groepjes onderscheidt Lepidosperma zich door de bij rijpheid opvallend verdikte (voet van de) 6 glumellae, en door de verschillende embryovorm. Als laatste mogelijke verwant kunnen we Tricostularia vermelden, die eveneens 6 goed ontwikkelde én met het vruchtje afvallende glumellae bezit; daarnaast zijn ook de embryovorm en -type goed gelijkend.

Besluitend kunnen we stellen dat affiniteiten met diverse Schoeneae-genera blijken, maar geen van die genera valt op door een grotere gelijkenis dan de andere: opnieuw een typisch voorbeeld van de netvormige relaties in de Schoeneae, die evenwel kunnen zijn veroorzaakt door onze huidige, gebrekkige kennis...

Tabel 8.12.8 : De affiniteiten van Tricostularia

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Machaerina</u></b>	<b><u>Lepidosperma</u></b>	<b><u>Tricostularia</u></b>	<b><u>Schoenus</u> sectio <u>Helothrix</u></b>
<i>Bladstand</i>	distich	distich	spiralig	spiralig
<i>Vorm lamina</i>	zwaardvormig	zwaardv. / rolrond	vlak	vlak
<i>Ligula</i>	-	+	-	-
<i>Rachilla-internodia</i>	kort	kort	laagste iets verlengd	bovenste sterk verlengd
<i>Glumae</i>				
- stand	distich	spiralig	distich	distich
- zuiver scheurvlak	-	-	+	+
<i>Bloemeitjes</i>				
- aantal	(1) 2 - 5	(1) 2 (3)	1 - 2 (3)	(1) 2 - 3 - 4 (6)
- fertiele	1 - 2 (4) 1	1h	1h	1 - 2 - 3 1
<i>Glumellae</i>				
- aantal	0 / 3 / 3 + 3	3 + 3	3 + 3	0 / 3 / 3 + 3
- vorm	borstelhaarvormig	brede, verdikte schubben	korte, iets verdikte schubjes	borstelhaarvormig
<i>Stijlbasis</i>				
- blijvend	+	+	-	-
- beharing	kaal	kaal (iets behaard)	vruchttop ruw behaard	vruchttop kaal
<i>Embryo</i>				
- type	Carex	Schoenus	Helothrix	Helothrix
- differentiatie	±	± / +	+	+
- omtrek	obovaal	breed tolvormig	breed tolvormig	obovaal - tolvormig

## 12.24. Tricostularia Nees

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: Tricostularia compressa Nees (Koyama 1961:73).

Drie nauw verwante soorten maken sinds lang de kern uit van dit genus: T. compressa Nees, T. neesii Lehm. en T. pauciflora Benth. Deze drie vertonen nl. een aantal eenvoudig waarneembare en gekorreleerde kenmerken: dicht zodevormende bezemplanten, met een terminaal, min of meer kompakt bloemgestel dat uit een gering aantal aartjes is samengesteld, aartjes met distiche glumae, twee bloemetjes, waarvan het bovenste fertiel is, het vruchtje is aan de basis omgeven door een discoïde structuur, gevormd door basale vergroeiing van de zes borstelhaarvormige glumellae.

Dit taxon is dan ook zonder veel problemen door de meeste auteurs herkend en erkend op genusniveau (KÜKENTHAL 1944b: 214-215). Twee andere soorten echter, T. paludosa (R.Br.) Benth. en T. undulata (Thw.) Kern hebben moeilijkheden veroorzaakt, wat overduidelijk uit hun synonymie blijkt (KERN 1974: 672): ze hebben transfers achter de rug naar Cladium, Carpha, Lepidosperma, Schoenus en Machaerina; klaarblijkelijk wijken beide soorten in een aantal opzichten af van het Tricostularia-type.

Een enkel synonym is mij bekend, Discopodium Steudel, waarvan de naam geïnspireerd is door de merkwaardige glumellae-vergroeiing rond de voet van het vruchtje. Dit genus is gebaseerd op D. drummondii Steudel, een soort met Drummond 328 & 329 als syntypi. Het eerste nummer blijkt nu T. compressa Nees, het tweede is T. neesii Lehm. (BENTHAM 1878: 383-384).

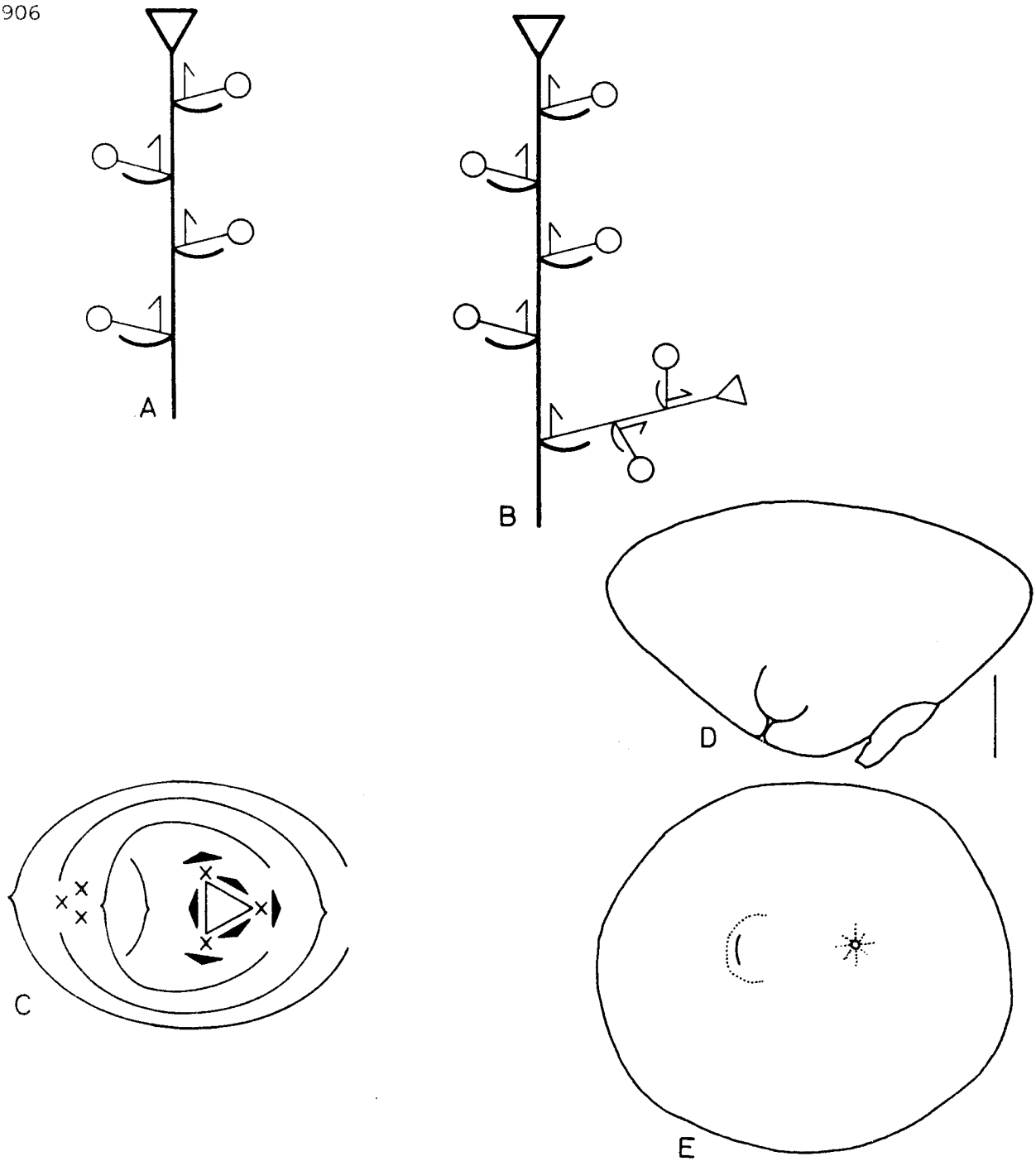


FIG. 8.12.52

*Tricostularia compressa* Nees —A-B: bloemgestellen, zijzicht. —C: apikaal deel van een aartje met glumae 5-8 en bloemetjes 5-6. —D: embryo, sagittaal. —E: id., basaal. (A-E: Meebold 7351, P).



## 2. Gegevens per soort

1) Tricostularia compressa Nees

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.52)(\*A)

- De hoofdas en de zijassen vertakken volgens een verdicht NVP; de bracteae bezitten een gesloten bladschede, de profyllen zijn vrij goed ontwikkeld.
- Het aartje is opgebouwd uit 8 distiche glumae, gluma 5 axilleert een m bloemetje, de grootste gluma 6 een 2sl bloemetje, omhuld door de hogere gluma 7.
- De glumae lossen makkelijk en met een zuiver scheurvlak van de rachilla, met haar korte, duidelijke internodia.
- Een 2sl bloemetje bestaat uit 3+3 glumellae, basaal vergroeid, 3+0 meeldraden, en een trimeer gynoecium waarop een korte, weinig verdikte stijlbasis; een m bloemetje heeft alleen 3+0 glumellae en 3+0 meeldraden.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: (FIG. 8.12.52)

- De omtrek is breed tolvormig tot omgekeerd driehoekig.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, schuin lateraal tot subbasaal;
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, schuin lateraal.
- Frontaal: - ks is smal spleetvormig, // b1.

Besluit: Helothrix-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KAPHAHN (1905: 254-255).
- PFEIFFER (1927a: 144-145).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J.H. Maiden NSW 75058, Australië (L)
- A. Meebold 7351, ibid. (P)

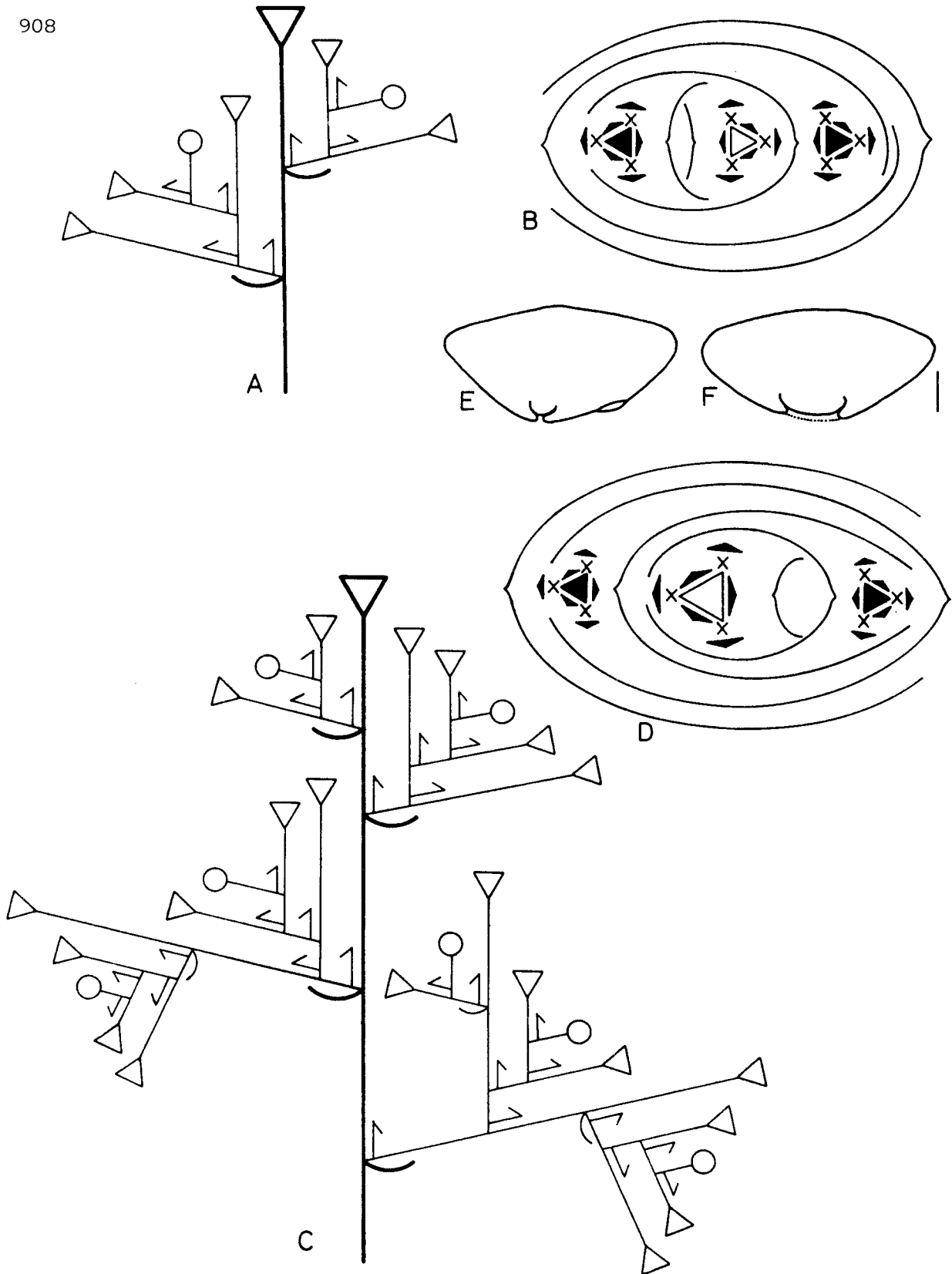


FIG. 8.12.53

*Tricostularia paludosa* (R.Br.) Benth. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: apikaal deel van een aartje, met glumae 4-8 en bloemetjes 4-6, bovenzicht. -C: bloemgestel, zijzicht. -D: apikaal deel van een aartje met glumae 5-9 en bloemetjes 5-7, bovenzicht. -E: embryo, sagittaal. -F: id., frontaal. (A-B: Maiden s.n., BR; C-D: Coveny 4871, P; E-F: naar VERBELEN 1969: fig. 12).

2) Tricostularia paludosa (R.Br.) Benth.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.53)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae bezitten een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd PVP-NVP, met overwegend PVP; de profyllen zijn goed ontwikkeld.
- Het aartje bestaat uit 8-9 distiche glumae, gluma 5 of 6 is de grootste.
- Glumae 4 en 5, resp. 5 en 6 axilleren een funktioneel m bloemetje, gluma 6, resp. 7 een 2sl bloemetje; elk bloemetje wordt omhuld door de hogere gluma.

Besluit: Rhynchospora-type.

B. Embryo: (VERBELEN 1969: 22, fig. 12 & 1970: 155-156, sub Schoenus) (FIG. 8.12.53)

- Zoals bij T. compressa.

Besluit: Helothrix-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 450, sub Schoenus).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- E.F. Constable NSW 43084, Australië (K)
- R. Coveny 4871, ibid. (P)
- J.H. Maiden s.n., 1905, ibid. (BR)

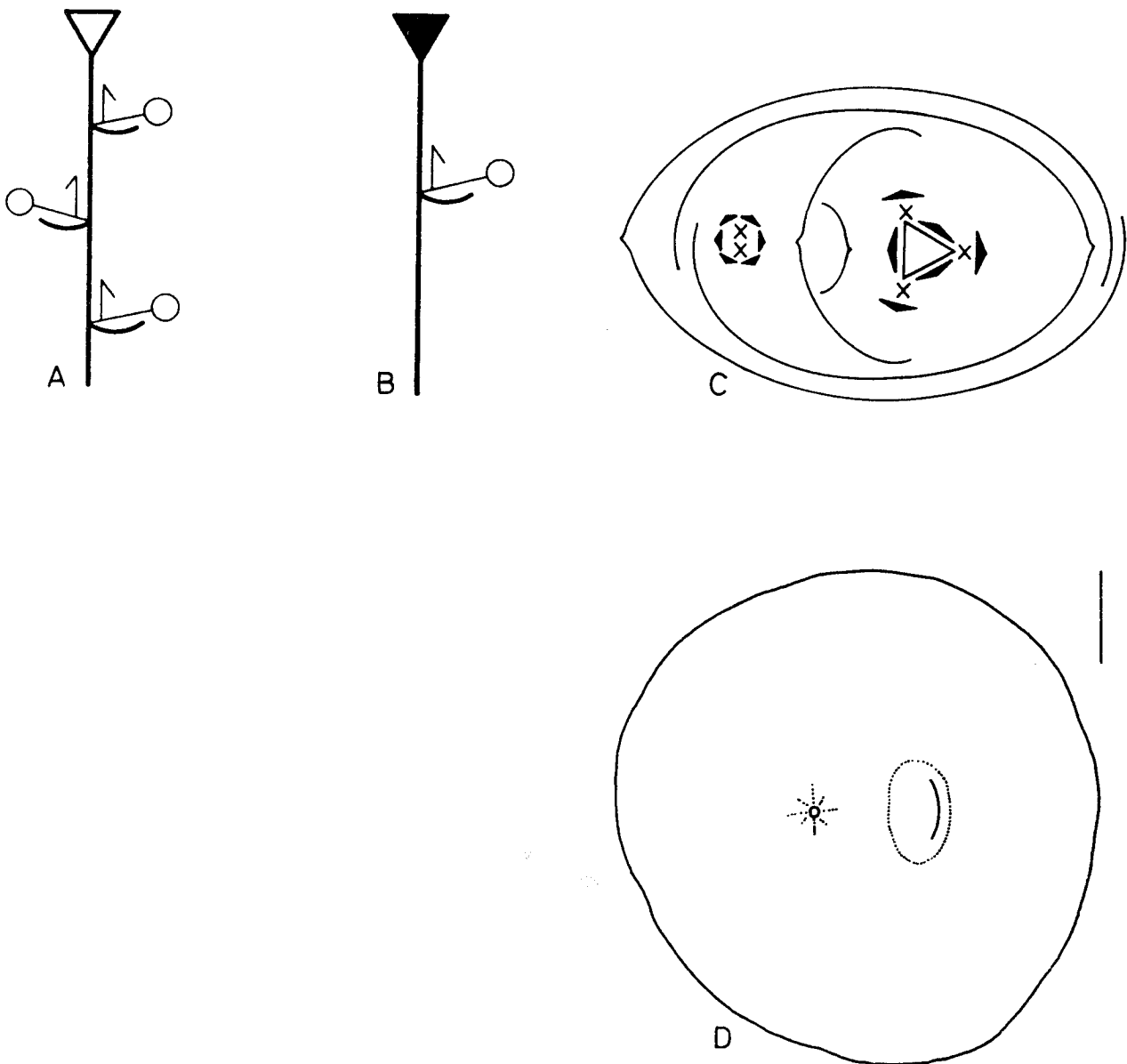


FIG. 8.12.54

*Tricostularia pauciflora* (F.v.Muell.) Benth. —A-B: bloemgestellen, zijzicht. —C: apikaal deel van een aartje met glumae 3-6 en bloemetjes 3-4, bovenzicht. —D: embryo, basaal. (A-C: Coveny NSW 136101, P; D: Johnson 80697, L).

3) Tricostularia pauciflora (F. v. Muell.) Benth.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.54)(\*A)

- Zoals bij T. compressa.
- Alleen de hoofdas is vertakt, volgens een verdicht NVP.
- Een aartje bestaat uit 5-6 distiche glumae, gluma 4 is de grootste.
- Gluma 3 draagt een steriel of een m bloemetje, gluma 4 axilleert een 2sl bloemetje.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: (FIG. 8.12.54)

- Zoals bij T. compressa.

Besluit: Helothrix-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 528-530, fig. 68).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- R. Coveny NSW 136101, Australië (P)
- L.A.S. Johnson NSW 80697, ibid. (L)
- F. von Mueller s.n., 1877, ibid. (K)
- R.F. Thorne 25007, ibid. (BRI)

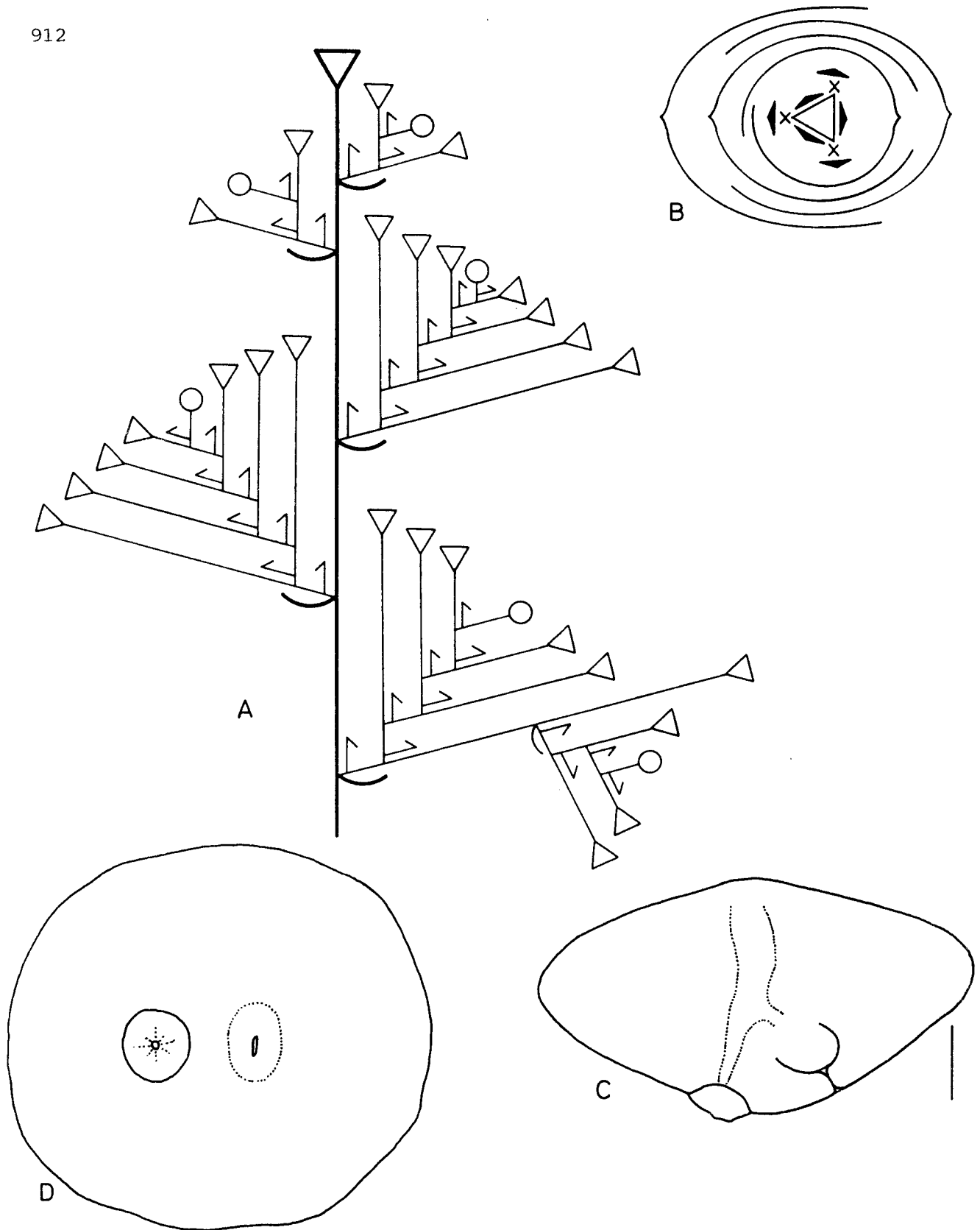


FIG. 8.12.55

*Tricostularia undulata* (Thw.) Kern —A: deelbloemgestel, zijzicht. —B: terminaal aartje, bovenzicht. —C: embryo, sagittaal. —D: id., basaal. (A-B: Elsener H 135, WAG; C-D: Blake 16202, BRI).

4) Tricostularia undulata (Thw.) Kern

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.12.55)(\*A)

- Zoals bij T. paludosa.
- De aartjes bestaan uit slechts 4 glumae, de grootste is gluma 4.
- Gluma 3 axilleert een 2sl anthoïde, omhuld door gluma 4.

Besluit: Rhynchospora-type.

## B. Embryo: (VANHECKE 1974: fig. 34) (FIG. 8.12.55)

- Zoals bij T. compressa.
- De omtrek is iets meer rhombisch; wk ligt iets meer sub-basaal.

Besluit: Helothrix-type, goed ontwikkeld.

## C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- S.T. Blake 16202, Australië (BRI)
- Elsener H 135, Borneo (WAG)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Ook hier is er wat betwisting i.v.m. de plaatsing van de glumae: min of meer spiralig volgens KÜKENTHAL (1944b: 214) -maar distich voor T. paludosa (KÜKENTHAL 1938a: 5, 13)-, BLAKE (1948: 98) en HOOPER (1973: 863), distich volgens BENTHAM (1878: 382) en KERN (1974: 670). Eigen waarnemingen wijzen in de richting van distich geplaatste glumae.
- KERN (1974: 672) en ikzelf hebben bij T. undulata nooit meer dan een enkel bloemetje per aartje aangetroffen, ondanks herhaalde pogingen om tweebloemige te vinden. BLAKE (1948: 98) had deze immersesignaleerd en daarbij waargenomen dat het laagste bloemetje tweeslachtig was, wat dan niet zou overeenkomen met de Tricostularia-kenmerken. Later komt deze auteur evenwel op zijn mening terug (BLAKE 1969: 24), en plaatst deze soort niet meer in Cladium, wel in Tricostularia. Toch leek even het probleem van de omgekeerde geslachtsverdeling niet opgelost. WILSON (1980: 9) immers plaatste Lepidosperma exsul C.B. Clarke in de synonymie van T. neesii. Uit KÜKENTHAL (1941b: 124-125, sub Lepidosperma) zou blijken dat hier het onderste bloemetje 2sl en het bovenste m is. Wanneer we dit echter in de oorspronkelijke publicatie (CLARKE 1908a: 47) kontroleren, zien we de normale orde beschreven!

## B. Embryo:

- Het lijkt nuttig om te beklemtonen dat de ks bij alle 8 bestudeerde Tricostularia-embryo's steeds bijzonder regelmatig spleetvormig was gevormd, en overduidelijk // b1, wat een vrij opmerkelijke situatie betekent. Een ellipsvormige ks bij T. undulata zoals sagittaal getekend door VANHECKE (1974: fig. 34) is tijdens deze studie nooit waargenomen.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a) bestudeerde nog enkele andere soorten uit dit genus, en beschrijft eveneens de eucyperoïde anatomie. De afwezigheid van de enigzins verwachte moniliforme chlorenchymcellen kan worden verklaard doordat bij deze bestudeerde soorten de bladlamina sterk gereduceerd is. METCALFE (1971: 528, 598) heeft wel axiaal verlengde cellen vermeld.



#### 4. Bespreking

Opnieuw zien we hier een genus, dat eigenlijk eenvoudig kan worden herkend a.h.v. een kenmerkenkombinatie: 1) spiralig geplaatste, dorsiventrale bladeren aan de stengelbasis, 2) een in principe pluimvormig bloemgestel, 3) aartjes met distiche, zuiver van de rachilla lossende glumae, 4) 1-2 bloemetjes per aartje en het bovenste 2sl, 5) 6 min of meer basaal vergroeide, lijnvormige glumellae rond het vruchtje dat 6) een zeer kleine, weinig verdikte stijlbasis bezit, en 7) een Helothrix-type embryo.

Deze beperkingen zorgen meteen voor een uitgedunde kring van potentiële verwanten, waarvan Lepidosperma wat dichter bij Tricostularia kan worden gezet, door het min of meer gelijkend bloemgestel, de gelijkende aartjes, glumellae en vruchtjes; ook embryografisch worden deze affiniteiten niet tegengesproken. Schoenus vertoont niettemin ook enige gelijkende trekjes, zoals een duidelijke overeenkomst in bloemgestel, en in aartjesbouw met de zuiver van de rachilla lossende glumae; enige Schoeni bezitten daarenboven 6 glumellae, en soms is een korte, weinig verdikte stijlbasis op het vruchtje aanwezig. Hier kan bovendien worden opgemerkt dat T. paludosa enige tijd in Schoenus sectio Helothrix heeft doorgebracht (KÜKENTHAL 1938b: 96), en dat precies in deze sectio én in Tricostularia een bijzonder embryotype is aangetroffen! (tabel 8.12.8).

Tabel 8.13.1 : Een vergelijking van de Cryptangiaceae-genera

Kenmerk	<u>Lagenocarpus</u>	<u>Didymiandrums</u>	<u>Exochogyne</u>	<u>Everardia</u>	<u>Cephalocarpus</u>
<i>Caudex</i>	-	-	-	+	+
<i>Stengel</i>	lang	lang	lang	lang	kort
<i>Bladeren</i>					
- <i>positie</i>	(sub)basaal	caulien	basaal	top caudex	top caudex
- <i>vorm</i>	lineair	lanceolaat	lineair	lineair	lineair
- <i>contraligula</i>	+	-	-	+	- ( $\pm$ )
<i>Bloemgestel</i>					
- <i>positie</i>	terminaal	terminaal	terminaal	lateraal	lateraal
- <i>geslacht</i>	(1-) 2-slachtig	1-slachtig	2-slachtig	1-2-slachtig	1-2-slachtig
<i>Vrouwelijk aartje</i>					
- <i>aantal glumae</i>	3 - 8	14	4 - 5	4 - 7	5 - 8
- <i>glumastand</i>	spiralig	spiralig	distich	spiralig	spiralig
- <i>glumellae haren</i>	kort	kort	(ontbreken)	lang	lang
- <i>stijltakken</i>	3	3	2	3	3
<i>Mannelijk aartje</i>					
- <i>glumastand</i>	spiralig	spiralig	distich	spiralig	spiralig
- <i>aantal meeldraden</i>	1 - 3	3	2	(2-) 4 - 6 (-9)	1 - 2

### 13. Cryptangieae Benth

---

#### 1. Overzicht der genera

1. Lagenocarpus Nees: (70?) trop. C- en Z-Am.
2. Didymiandrum Gilly: (1) E. Colomb., S. Venez., Guyana
3. Exochogyne C.B. Clarke: (1) S. Venez., Guyana, C. Braz.
4. Everardia Ridley: (15) N. Peru, E. Colomb., S. Venez., Guyana.
5. Cephalocarpus Nees: (5) E. Colomb., S. Venez., Guyana

#### 2. Sleutel tot de genera (tabel 8.13.1)

- 1A. Caudex (bovengronds, vertikaal rizoom) ontbreekt; het bloemgestel is terminaal; de glumellae rond het vruchtje zijn kort gewimperd of kaal, of kunnen ontbreken ..... 2
- B. Caudex sterk ontwikkeld; het bloemgestel is lateraal; de glumellae rond het vruchtje zijn lang gewimperd ..... 4
- 2A. Glumae distich; vruchtbeginsel met 2 stijlen; glumellae sterk gereduceerd of ontbrekend ..... 3. Exochogyne
- B. Glumae tristich; vruchtbeginsel met 3 stijlen; glumellae kort gewimperd ..... 3
- 3A. Bladeren lijnvormig, min of meer in een rozet bij de stengelbasis of net onder het bloemgestel ..... 1. Lagenocarpus
- B. Bladeren lancetvormig, in schijnkransen verspreid langs de stengel ..... 2. Didymiandrum
- 4A. Bloeistengel lang, met open bloemgestel; stijlbasis langwerpig of kort konisch ..... 4. Everardia
- B. Bloeistengel kort, met samengetrokken deelbloemgestellen; stijlbasis knotsvormig ..... 5. Cephalocarpus

## 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

De vijf hoger genoemde genera werden steeds samen met enige andere tot de Cryptangieae s.l. of zelfs tot de Sclerieae s.l. gerekend, op grond van een aantal echt of vermeend gemeenschappelijke kenmerken. Pas hier worden ze voor het eerst formeel afzonderlijk gegroepeerd in een eigen tribus, met nochtans opvallende verschilpunten t.o.v. Trilepideae en Sclerieae s.s. (tabel 8.15.1)

- 1) Reeds de bijzonder weinig ontwikkelde embryo's maken een vereniging met Sclerieae en Trilepideae zo goed als onmogelijk, gezien deze beide tribus net opvallend sterk gedifferentieerde embryo's vertonen en een dergelijk verschil bij geen enkel ander tribus wordt waargenomen.
- 2) De aartjes zijn bij alle soorten strikt eenslachtig, terwijl de meeste Sclerieae en een aantal Trilepideae (sub)androgynse aartjes ontwikkelen.
- 3) De aartjes zijn niet tot dichte NVP-aren verenigd zoals dat heel typisch bij Trilepideae het geval is, maar zijn gegroepeerd in een gemengd en soms open systeem van NVP en PVP, zoals bij een aantal Sclerieae.
- 4) De aartjes zijn opgebouwd uit duidelijk "spiralig" geplaatste glumae, uitgezonderd bij het in veel opzichten hooggespecialiseerde genus Exochogyne, waar de glumae distich staan, zoals bij Sclerieae en Trilepideae.
- 5) De ligging van de perianthdelen t.h.v. de zijden van het vruchtje is zoals bij Trilepideae, maar verschilt duidelijk van de situatie bij Sclerieae, waar de (homologe?) cupulallobben zich t.h.v. de ribben bevinden.
- 6) Deze vijf genera, behalve misschien Exochogyne, dat nog nader dient onderzocht, bezitten een gemeenschappelijk anatomisch kenmerk, nl. in het blad een hypodermis die doortrokken is met fibreuse strengen. Ook enkele genera uit de Trilepideae vertonen dit kenmerk (METCALFE 1969: 786).
- 7) Tenslotte verschillen de Cryptangieae s.s. ook nog van de genera die we er hebben uitgelicht en als Trilepideae onderscheiden, door een uitgesproken verschillende vruchtbouw, zoals bij de Trilepideae-bespreking meer in detail wordt uiteengezet.

Uit deze opsomming komt naar voor dat de Cryptangieae, Trilepideae en Sclerieae een groep van verwante tribus vormen, waarvan elk weliswaar een aantal eigen, specifieke kenmerken vertoont (embryo, aartjesbouw, bloemgestelstructuur), maar andere gemeenschappelijk bezit met een deel of het geheel van een der andere tribus (vruchtbouw, ligging en bouw van de glumellae, contraligula, caudex, anatomie van de hypodermis,...) en waardoor ze heel vaak tot de Sclerieae s.l. werden verenigd (NEES 1834a: 302-304 & 1842: 158-196; PAX 1888: 120-121; CLARKE 1908a: 131-136; PFEIFFER 1922b: 375-376; CHERMEZON 1937: 246-271; KOYAMA 1961: 77-78; RAYNAL 1963: pl. 1). Vooral de sterk verschillende embryostructuur heeft ons tot de scheiding op tribusniveau doen besluiten.

Twee groepen kunnen op eenvoudige wijze worden onderscheiden, zoals ook in de sleutel door de eerste dichotomie wordt aangetoond: de -minstens- drie gekorreleerde kenmerken lijken een soliede basis hiervoor te bieden. Interessant is misschien om hierbij op te merken dat GILLY (1940: 22-23, fig. 2-3) door de lang gewimperde rand ervan de Everardia-glumellae had kunnen waarnemen, in tegenstelling tot de Lagenocarpus-soorten die bij hem door een "lack of perianth" (1940:23) worden gekenmerkt, hoewel hij wat later het nauw verwante genus Cephalocarpus bespreekt waar dan toch kort gewimperde glumellae zijn afgebeeld (GILLY 1942: fig. 1).

Tabel 8.13.2 : Een vergelijking van de Lagenocarpus-sectiones

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Lagenocarpus</u></b>	<b><u>Imberbitae</u></b>	<b><u>Corymbosae</u></b>	<b><u>Acrocarpus</u></b>
<i>Basale bladeren</i>				
<i>goed ontwikkeld</i>	+	+	+	-
<i>Bloemgestelvertakking</i>				
<i>- 2de graad</i>	+	- (+)	+	?
<i>- 3de graad en hoger</i>	+	-	+	?
<i>M en vr deel strikt</i>				
<i>gescheiden</i>	+	+	-	?
<i>Aantal meeldraden</i>	1 (- 3 ?)	2	2	1 - 2
<i>Vr aartje, aantal glumae</i>	(4 -) 5 - 7 (- 8)	5 - 7	3 (- 4)	3
<i>Vrucht</i>				
<i>- gesteeeld</i>	-	-	-	+
<i>- onttrek dwars</i>	± 3-sulcaat	± 3-sulcaat	3-costaat	3-costaat
<i>- ontwikkeling bek</i>	++	± / -	±	± / -

### 13.1. Lagenocarpus Nees

---

#### 1. Taxonomie

Type: Lagenocarpus guianensis Nees

Bij de oprichting, met oorspronkelijk een enkele soort, werd dit genus in de Sclerieae geplaatst (NEES 1834a: 304), wat in feite als korrekt kan worden beschouwd, indien deze tribus in de brede zin wordt omschreven, zoals vroeger meestal het geval was.

Uit de behandeling bij PFEIFFER (1921b: 1125-126, 130) en KOYAMA & MAGUIRE (1965: 35-36) blijkt dat de vrij talrijke pogingen tot opsplitsing op genusniveau onvoldoende gefundeerd waren, hoewel enkele taxa toch zijn aangehouden, zij het dan slechts nomenclatorisch en op sectie-niveau; zo bvb. Acrocarpus Nees als sectio Acrocarpus (Nees) Koy. & Mag. en Cryptangium Nees als sectio Corymbosae Pfeiffer. Dit laatste taxon is wel frekwent als genus aanvaard, hoewel reeds BÖCKELER (1882: 353) en PFEIFFER (1921b: 127-129) hadden gewezen op het feit dat geen belangrijke verschillen tussen beide bestaan. Nog twee jongere genera, Anogyna Nees en Lerisca Schlechtendal horen hier thuis, het eerste met één soort, uit de type-sectie, het tweede met enkele soorten, uit de type-sectie en andere.

De soorten uit de gevormde groepen verschillen habitueel onderling vrij sterk, maar worden bijeengehouden door de kenmerken vermeld in tabel 8.13.1; de verschillen liggen vooral in de vruchtmorfologie, het aantal glumae in de vr aartjes en de relatieve verhouding van de vegetatieve delen. Van de oude indeling van PFEIFFER (1922a) wordt de inhoudelijke betekenis -niet de nomenclatuur- door KOYAMA & MAGUIRE (1965: 36) helemaal van de hand gewezen, en wellicht terecht: het aantal bloemetjes per m aartje is niet alleen hier een bijzonder zwak criterium, ook de gerealiseerde vertakkingswijze van het bloemgestel kan zelfs binnen een soort heel sterk variëren rond de "typische" vorm.

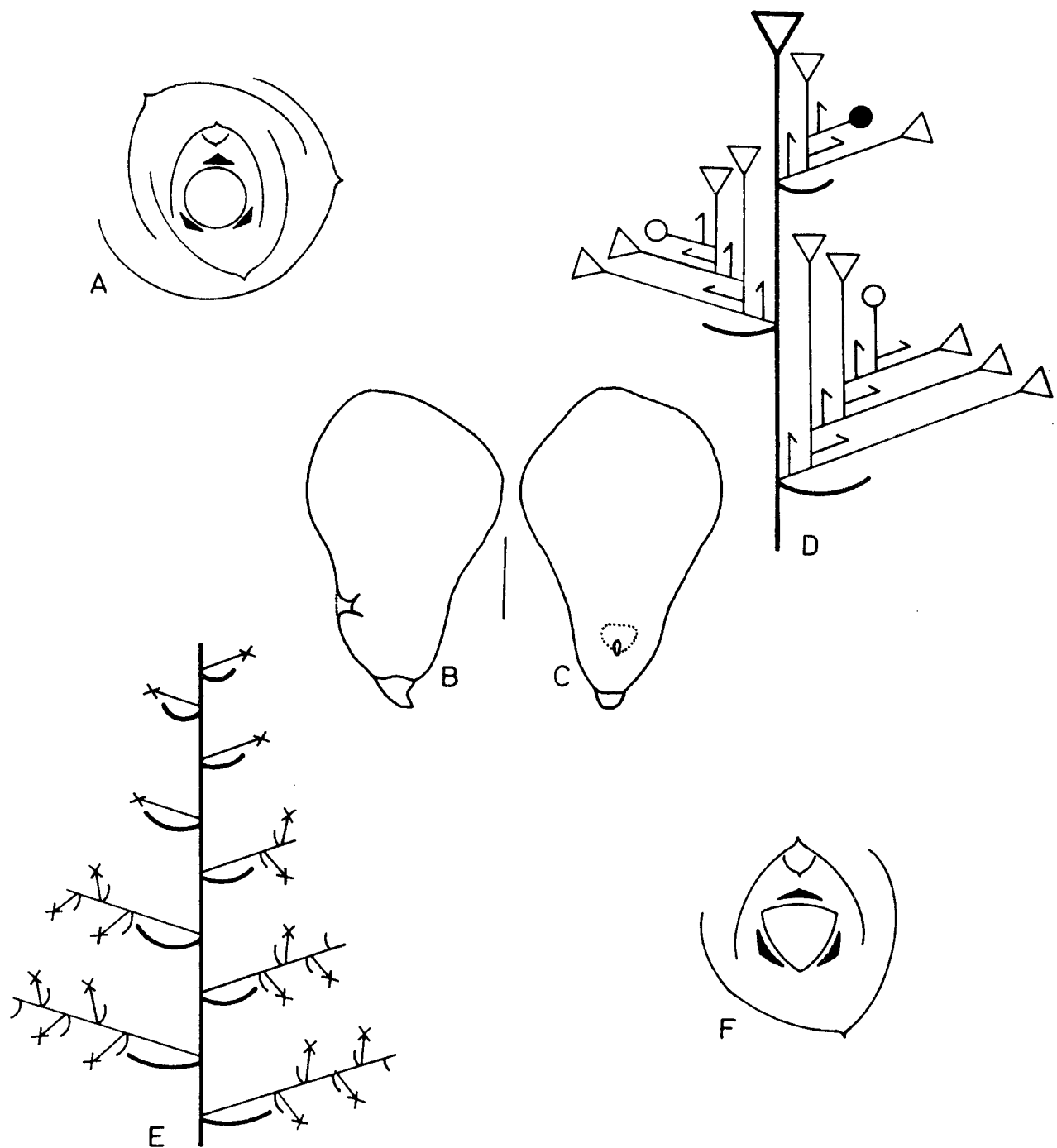


FIG. 8.13.1

Lagenocarpus guianensis Nees -A: vr aartje, bovenzicht. -B: embryo, sagittaal. -C: embryo, frontaal. (A: Broadway 7592, U; B-C: naar VAN DER LINDEN 1971: fig. 44).

L. rigidus (Kunth) Nees -D: m deelbloemgestel, zijzicht. -E: id., detail. -F: vr aartje, bovenzicht. (D-F: Irwin c.s. 32955, WAG).



## 2. Gegevens per soort

sectio Lagenocarpus  
=====1) Lagenocarpus guianensis Nees

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.13.1)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP, deze bracteae met gesloten bladschede dragen elk takken volgens een gemengd PVP-NVP.
- De vr en m aartjes zijn strikt gescheiden langs de hoofdas; de onderste bracteae dragen complexe m aren, de bovenste bracteae (complexe) vr aren.
- De m bloempakjes aan het uiteinde van de takken zijn wat ongewoon gebouwd: deze aren bestaan nl. uit een aantal bracteae die elk een lateraal m aartje dragen, dit laatste bezit geen profyl maar wel een aantal glumae die elk een bloemetje axilleren, bestaande uit een enkele meeldraad; verder is ook nog een terminaal aartje aanwezig. Een dergelijke structuur kan ook anders worden geïnterpreteerd, nl. als een aartje, met glumae, die elk een bloemetje dragen, bestaande uit een meromonoandriale perianth-meeldraad eenheid. Vermits deze laatste duiding niet goed aansluit bij de waarnemingen in de andere Cryptangieae-genera, opteren we voor de eerste.
- Het vr aartje telt 7-8 glumae, waarvan de voorlaatste een trimeer vr bloemetje draagt.
- Het vruchtje wordt aan de basis t.h.v. de zijden omgeven door drie glumellae met vrij kort gecilieerde rand.

Besluit: Lagenocarpus-type.

B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 49-50, fig. 44)  
(FIG.8.13.1)

- De omtrek is obovaat met licht ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is weinig ontwikkeld, lateraal;  
              - wk is matig ontwikkeld, basaal.
- Frontaal: - ks is smal ellipsvormig, loodrecht op b1.

Besluit: Carex-type, weinig gedifferentieerd.



## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1923: 437-441, t. VI, 5, 7).
- PFEIFFER (1927a: 159-161, sub L. riedelianus Clarke).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- W.E. Broadway 7592, Trinidad (U)
- J. Lindeman 4303, Suriname (U)
- W.A. Schipp 589, Belize (K)

2) Lagenocarpus rigidus (Kunth) Nees

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.13.1)(\*A)

- Zoals bij L. guianensis Nees, maar in het vr aartje wordt soms nog een gereduceerde gluma aangetroffen, tussen het vruchtje en de bovenste gluma, wat opnieuw de laterale positie van het vr bloemetje in de oksel van de voorlaatste gluma bevestigt.

Besluit: Lagenocarpus-type.

## B. Embryo: geen rijpe vruchtjes voorhanden.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1923: 437-441).
- KOYAMA (1965: 256-257, fig. 11-12).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Irwin c.s. 32955, Brazilië (WAG)

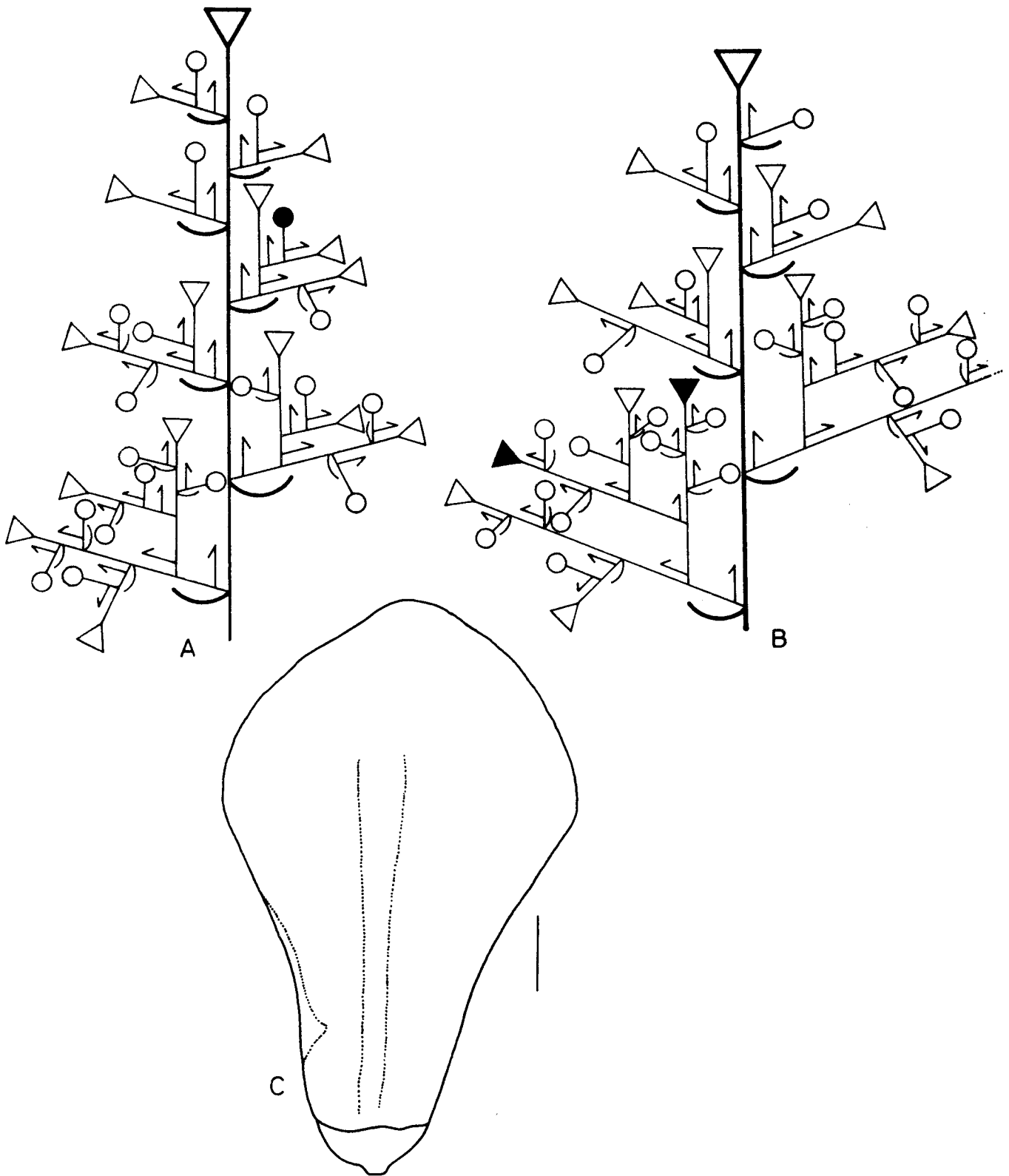


FIG. 8.13.2

*Lagenocarpus sabanensis* Gilly -A-B: deelbloemgestellen, zijzicht. -C: embryo, sagittaal. (A-C: Hoock s.n., 1962, U).

3) Lagenocarpus sabanensis Gilly

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.13.2)(\*A)

- Zoals bij L. guianensis Nees, maar het vr aartje bestaat uit (4-)5 glumae, met het vr bloemetje in de oksel van de voorlaatste gluma; soms is nog een zesde sterk gereduceerde gluma aanwezig.

Besluit: Lagenocarpus-type.

## B. Embryo: (GOETGHEBEUR 1981a: fig. 22) (FIG. 8.13.2)

- De waargenomen embryo's waren wellicht nog niet helemaal volgroeid.
- De omtrek is obovaat, met licht ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 is niet ontwikkeld, alleen een laterale groef is zichtbaar;
  - wk is goed ontwikkeld, basaal.
- Frontaal: - ks is nog niet dichtgegroeid.

Besluit: Carex-type, heel weinig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie: —

## D. Bestudeerd materiaal:

- Hooek s.n., 1962, Fr. Guyana (U)

sectio Imberbitae Pfeiffer: Geen materiaal beschikbaar.  
=====

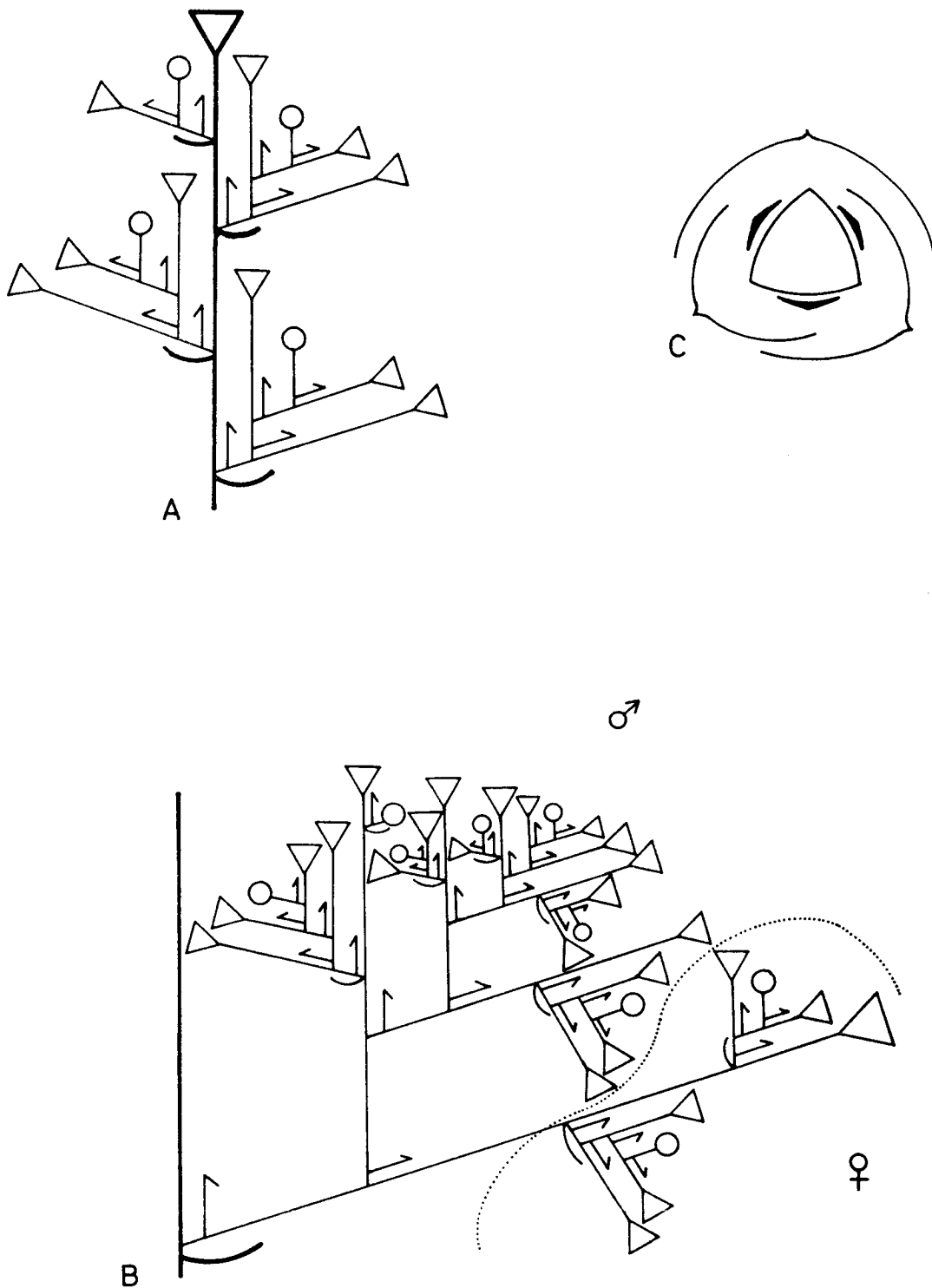


FIG. 8.13.3

Lagenocarpus verticillatus (Spreng.) Koy. & Mag. —A-B: deelbloemgestellen, zijzicht. —C: terminaal vr aartje, bovenzicht. (A-B: Focke 452, GENT; C: Andersen 7153, U).

sectio Corymbosae Pfeiffer  
 =====

4) Lagenocarpus verticillatus (Spreng.) Koy. & Mag.

A. Bloemgestel: (FIG. 8.13.3)(\*A)

- Zoals bij L. guianensis Nees, maar habitueel wat verschillend.
- De profyltakken van verschillende orde staan wijd uiteen in een vlak loodrecht op de hoofdas, waardoor ze als kransstandig worden waargenomen.
- De bractea in het midden van de hoofdas draagt een gemengde complexe aar, met m én vr aartjes.
- De afzonderlijk herkenbare m structuren aan de top van de takken uit het mannelijk deel van het bloemgestel zijn werkelijk m aartjes, met 4-6 glumae, waarvan de onderste leeg is, de andere elk 2 meeldraden bevatten.
- Het vr aartje is opgebouwd uit 3(-4) glumae met het vr bloemetje wellicht in de oksel van de voorlaatste gluma, hoewel dit hier moeilijk met zekerheid is te beweren, vermits alle glumae, ook de bovenste, tristich t.o.v. elkaar staan ingeplant.

Besluit: Lagenocarpus-type.

B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 50, fig. 43, sub L. kunthii (Miq.) Utt.)

- Wellicht was het bestudeerde embryo nog te jong: zelfs de bladgroef was nog niet zichtbaar; daardoor is het onderscheid frontaal-sagittaal niet mogelijk.
- De omtrek is obovaat.
- Wk is goed ontwikkeld, basaal.

Besluit: Carex-type, heel weinig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1923: 437-441, t. VI, 1-2, sub L. ciliatus Pfeiff.).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Andersen 7153, Brazilië (U)
- Boldingh s.n., 1909, Suriname (U)
- Focke 452, ibid. (GENT)
- van Donselaar 394, ibid. (U)
- Wullschlaegel 649, ibid. (BR)

sectio Acrocarpus (Nees) Koy. & Mag.: Niets beschikbaar.  
 =====

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- De vreemde maren en aartjes die hier bij een deel van de soorten zijn opgemerkt, herinneren in hun vertakingspatroon enigszins aan de dichte NVP-aren van de Trilepideae, wellicht niet zo toevallig. Een probleem hierbij is wel de komplette afwezigheid van de verwachte profyllen.
- Terloops wordt voor L. rigidus door KOYAMA & MAGUIRE (1965: 34) opgemerkt dat 2- en 1-huizige populaties zijn aangetroffen, wat volgens hen wijst op een duidelijke trend naar 2-huizigheid binnen deze tribus. Zelf heb ik dit niet kunnen bevestigen, wat kan worden verklaard door het gebrek aan materiaal.

## B. Embryo: —

## C. Vegetatieve anatomie:

- Bij L. polyphyllus (Nees) O. Kuntze (sub Cryptangium) vermeldt METCALFE (1971: 185) een 2-3-lagige vaatbundelschede, waardoor deze soort terecht zou komen in een groep chlorocyperoïde planten (o.c.: 553). Dit is duidelijk een aberrante waarneming, die trouwens meteen kan worden gerelativeerd wanneer we vaststellen dat deze drie lagen bestaan uit axiaal verlengde cellen met iets verdikte wand.



#### 4. Bespreking

Met de nodige omzichtigheid, gezien het geringe aantal bestudeerde soorten uit slechts 2 van de 4 sectiones, kunnen we toch besluiten dat dit genus inderdaad als niet bijzonder homogeen overkomt (KOYAMA & MAGUIRE 1965: 36). De vier sectiones worden duidelijk van elkaar gescheiden op grond van een aantal zuiver gekorreleerde kenmerken, zowel uit de vegetatieve (bladstand) als uit de generatieve delen (bouw van het bloemgestel, aartjes en vruchtjes); embryografische gegevens zijn nog schaars, maar het lijkt onwaarschijnlijk dat dergelijke weinig gedifferentieerde embryo's belangrijke verschilpunten zouden opleveren.

Studie van meer soorten, uit alle sectiones is vanzelfsprekend gewenst, maar onze persoonlijke waarnemingen zijn met literatuurgegevens aangevuld en worden in tabel 8.13.2 samengevat ter verduidelijking van de verschillen tussen de vier groepen.

De genoteerde verschillen zijn wellicht niet voldoende om een scheiding op generisch niveau (zoals gedeeltelijk vroeger het geval was) weer in te voeren. Dit valt des te meer op, wanneer we de verschillen binnen Lagenocarpus s.l. vergelijken met de afstanden tussen dit genus en haar (wellicht) nauwste verwanten Didymiandrum en Exochogyne, die beide hooggespecialiseerde kenmerken vertonen en verder ook habitueel niet op Lagenocarpus lijken.

Toch worden deze drie genera samen gezet, omwille van het gemeenschappelijk bezit van 3 eigenschappen: 1) het ontbreken van een caudex, 2) de terminale positie van het bloemgestel, 3) de kleine of sterk gereduceerde perianthdeeltjes met zeer kort gewimperde rand. De onderlinge verschillen tussen de drie staan ook vermeld in de sleutel en in tabel 8.13.1.

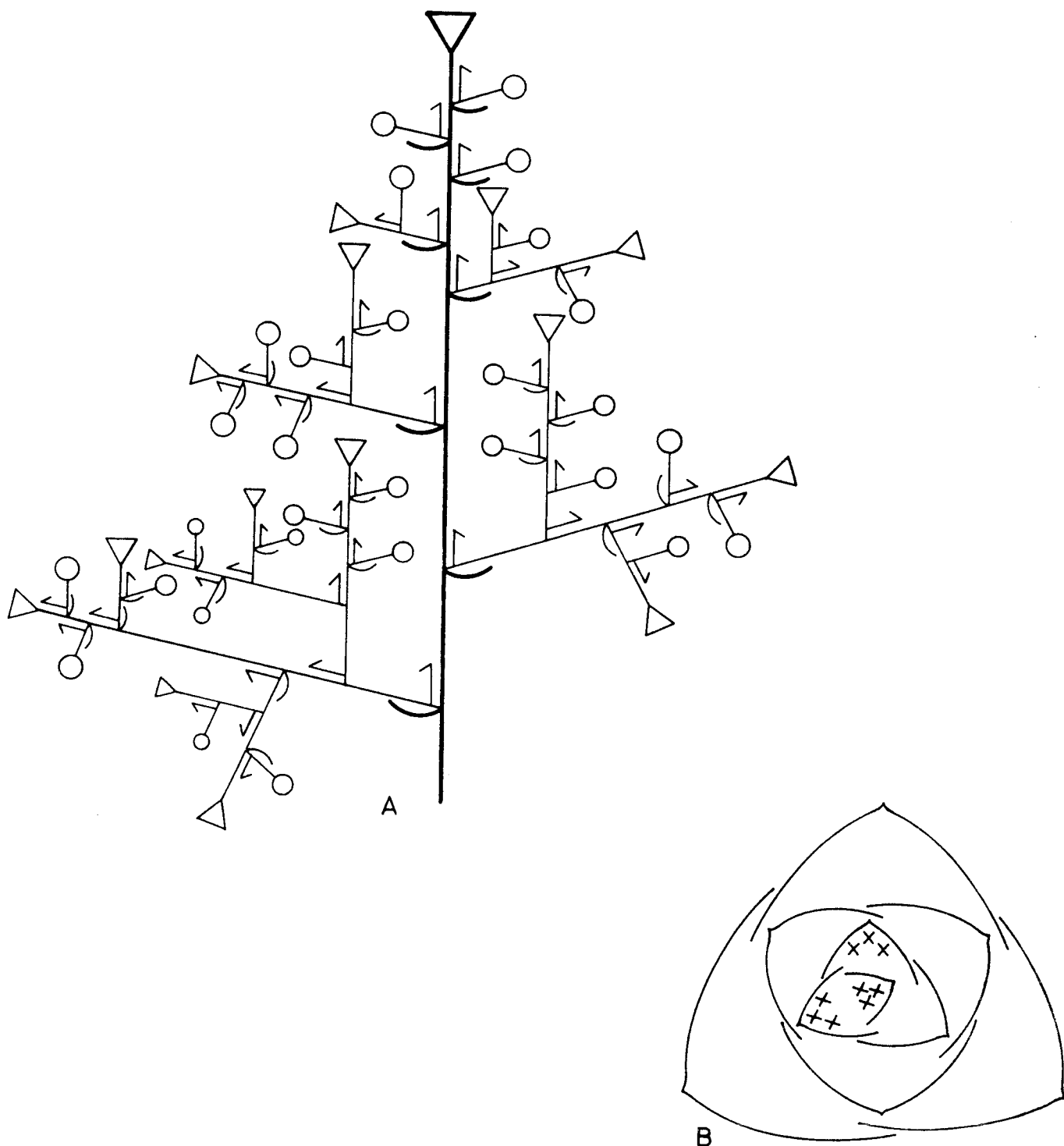


FIG. 8.13.4

*Didymiandrum stellatum* (Böck.) Gilly —A: deelbloemgestel, zijzicht. —B: terminaal m aartje, bovenzicht. (A: Maguire c.s. 27951, U; B: Prance c.s. 9789, U).

### 13.2. Didymiandrum Gilly

---

#### 1. Taxonomie

Type: Didymiandrum stellatum (Böck.) Gilly

Dit monotypische genus is slechts vrij recent door GILLY (1941: 331) uit Lagenocarpus afgesplitst, waarin het -ondanks niet onaardig differentiërende kenmerken- sinds BÖCKELER (1874: 421, sub Cryptangium) was weggestopt.

Door KOYAMA & MAGUIRE (1965: 51, fig. 9) wordt D. guiaquinimae Schnee als synonym van de typesoort D. stellatum (Böck.) Gilly beschouwd. Een andere soort, D. flexifolium Gilly hoort hier niet thuis en wordt nu in Everardia ondergebracht; ten tijde van de beschrijving was die soort slechts van m planten bekend, en pas na de vondst van vr exemplaren is de taxonomische positie duidelijker geworden (GIL-LY 1951: 60). Het genus Didymiandrum blijft dus nog monotypisch.

#### 2. Gegevens per soort

##### 1) Didymiandrum stellatum (Böck.) Gilly

###### A. Bloemgestel: (FIG. 8.13.4)(\*A)

- Het rijkvertakte, open bloemgestel staat terminaal op de stengel. De hoofdvertakking is een open NVP met bracteae met een gesloten bladschede; elke bractea axilleert een zijtak met gemengd PVP-open NVP, waarvan de takken door een aartje worden afgesloten.
- Het m aartje wordt gevormd door 10-40 spirotristisch geplaatste glumae, waarvan slechts 1-enkele uit het midden of naar de top toe, elk drie meeldraden axilleren.
- Het vr aartje bestaat uit ongeveer 14 glumae, waarvan wellicht de voorlaatste een vr bloemetje axilleert.

- Het vruchtje is driekantig, met blijvende stijlbasis en aan de voet t.h.v. de zijden omgeven door drie kleine, kort gewimperde glumellae.
- De bestudeerde planten bleken eenslachtig, dit in overeenstemming met wat van deze soort wordt vermeld (o.a. GILLY 1941: 330; KOYAMA & MAGUIRE 1965: 51).

Besluit: Lagenocarpus-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes voorhanden.

C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 228-229, fig. 31 E-J).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- B. Maguire & L. Politi 27875, Venezuela (K), vr
- B. Maguire & L. Politi 27951, *ibid.* (U), m
- G.T. Prance c.s. 9789, Brazilië (U), m

### 3. Bespreking

Opnieuw blijkt uit de bouw van het bloemgestel en de eenslachtige aartjes, uit de vorm en de ligging van de glumellae dat ook dit genus bij de Cryptangieae moet worden aangesloten.

Binnen deze tribus lijkt Didymiandrum verwant met Lagenocarpus, door de terminale positie van het bloemgestel, het ontbreken van een caudex, de kort gewimperde glumellae.

Ongetwijfeld stelt het toch een bijzonder karakteristiek taxon voor, met zijn lanceolate leerachtige bladeren in schijnkransen op de stevige stengel; ook door zijn aartjes met soms heel talrijke glumae valt dit genus binnen de Cryptangieae fel op.

### 13.3. Exochogyne C.B. Clarke

---

#### 1. Taxonomie

Type: Exochogyne amazonica C.B. Clarke

Sinds de oprichting door CLARKE (1905: 101) is dit taxon slechts door PFEIFFER (1925a: 35) niet als dusdanig erkend maar opgenomen in Lagenocarpus, zoals zal blijken duidelijk ten onrechte; misschien had deze auteur foutief geïdentificeerd materiaal ter studie, want de -volgens hem gelijkende- anatomie van de stengel en bouw van het bloemgestel zijn eigenlijk bijzonder duidelijk verschillend...

Dit taxon is bekend van slechts een tiental kollekties en vijf van deze specimens hebben als type gefungeerd voor evenveel taxa, die door KOYAMA & MAGUIRE (1965: 53) misschien wat prematuur tot één worden herleid: het gebrek aan overvloedig materiaal alleen rechtvaardigt niet de oprichting van soorten, maar evenmin of zeker niet het verenigen ervan; het is niet aangewezen om over deze moeilijke zaak hier reeds een definitieve uitspraak te maken.

#### 2. Gegevens per soort

##### 1) Exochogyne amazonica C.B. Clarke

OPM. Voorlopig wordt voor de bestudeerde specimens deze naam aangehouden, totdat meer klaarheid wordt geschapen in dit soortcomplex.

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.13.5)(\*A)

- De bijzonder typische habitus ontstaat door de open NVP-vertakking van de hoofdas met bootvormige bracteae met korte gesloten bladschede, die hun okseltakken quasi volledig omhullen, slechts de aartjes zelf blijven gedeeltelijk vrij.
- Een dergelijke bractea axilleert 2-8 PVP-takken, lange die afvallen en korte die blijven en resp. een vr en een m aartje dragen: wellicht gaat het om een PVP, waarvan op de volwassen plant enkel het eerste profyl nog waarneembaar is.

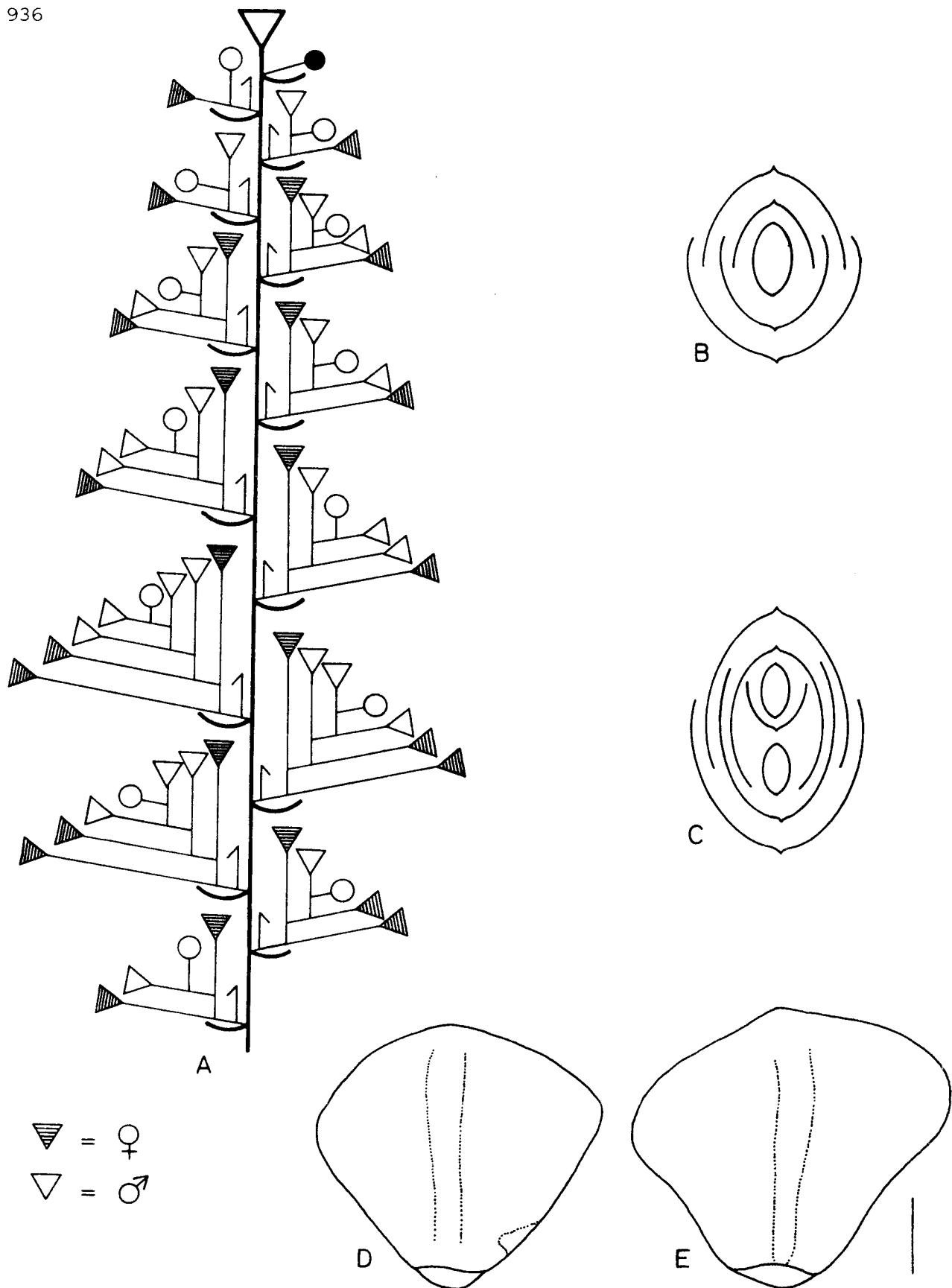


FIG. 8.13.5

*Exochogyne amazonica* C.B. Clarke -A: bloemgestel, zijzicht. -B-C: terminale vr aartjes, bovenzicht. -D: embryo, sagittaal. -E: id., frontaal. (A-E: Maguire 24433, U).

- Een m aartje bestaat uit enkele (sub)distiche glumae, waarvan een aantal twee meeldraden axilleren.
- Het vr aartje wordt gevormd door 4-5 distiche glumae waarvan de voorlaatste en soms ook die eronder een vr bloemetje axilleren: dit laatste geval is vanzelfsprekend een zeer sterk argument voor de laterale positie van de vr bloemetjes.
- Het vruchtje is uit 2 karpellen opgebouwd, lateraal(!) samengedrukt en draagt aan de basis geen glumel-lae.

Besluit: Lagenocarpus-type, hoog gespecialiseerd.

B. Embryo (GOETGHEBEUR 1981a: fig. 21) (FIG. 8.13.5)

- De algemene omtrek is wat asymmetrisch, afgerond obtrul-laet.
- Aangezien bij de bestudeerde embryo's geen bladaanleg zichtbaar is, wordt het onderscheid sagittaal-frontaal moeilijk te maken.
- Wk is matig ontwikkeld, basaal.

Besluit: Carex-type, heel weinig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 159-161, sub Lagenocarpus).
- KOYAMA (1965: 258, fig. 9-10).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- B. Maguire 24433, Suriname (U)
- N.Y. Sandwith 1405, Br. Guyana (K)
- P.A.Theunissen & J.T. Wildschut 11773, Suriname (U)

### 3. Bespreking

De bijzondere bouw van het bloemgestel, de distichie van de glumae, het bikarpellate vruchtje zonder glumellae, de slanke bouw van de plant met een duidelijk, gebogen rizoom maken dat dit taxon vrij geïsoleerd staat in de Cryptangieae.

Anderzijds maken de vruchtmorfologie, de bouw en de een-slachtigheid van de aartjes, het weinig ontwikkelde embryo en het ontbreken van differentiërende kenmerken van enig ander tribus duidelijk dat Exochogyne tot deze tribus moet worden gerekend.

Het ontbreken van een caudex, de terminale positie van het bloemgestel en de algemene vorm van het vruchtje doen voor dit hooggespecialiseerde taxon enige affiniteit met Lagenocarpus vermoeden.



### 13.4. Everardia Ridl.

---

#### 1. Taxonomie

Type: E. montana Ridl.

Een aardige inleiding tot de kennis van dit genus en de anekdotische wijze van publikatie is te lezen bij GILLY (1940: 20-22).

Later heeft GILLY (1951: 59) één soort hieruit als type voor zijn genus Pseudo-everardia gekozen, verschillend van Everardia s.s. door 1) dioecie, 2) de kort konische stijlbasis, 3) verschillen in vruchtbouw, 4) verschillen in glumellabouw, 5) een geringer aantal meeldraden per bloemetje.

Dioecie t.o.v. monoecie lijkt in de Cryptangieae een onvoldoende gewichtig argument, temeer daar bij diverse Cephalocarpus- en Lagenocarpus-soorten beide toestanden worden waargenomen. De stijlbasis is inderdaad korter dan bij de meeste Everardia-soorten, maar ook van E. montana Ridl. ssp. duidae (Gilly) Koy. & Mag. zijn exemplaren met een kort konische stijlbasis aangetroffen (KOYAMA & MAGUIRE 1965: fig. 6, L&N). De verschillen in vrucht- en glumellabouw worden niet nader gepreciseerd en op de figuren in KOYAMA & MAGUIRE (1965: fig. 4-7) zijn die ook niet waarneembaar. Het aantal meeldraden per bloemetje bedraagt bij Pseudo-everardia 2, zelden 3, in Everardia s.s. daarentegen 4-6(-8). KOYAMA & MAGUIRE (1965: 20-21) vermelden nog andere verschillen, nl. langere bloeistengels met aartjes slechts in de bovenste helft voor Everardia, korte bloeistengels met aartjes reeds vanaf de basis voor Pseudo-everardia. Deze auteurs besluiten daaruit om deze twee taxa, gezien de vrij geringe, hoewel consistente verschillen, te verenigen in een Everardia s.l. met het tweede taxon als sectio Pseudo-everardia (Gilly) Koy. & Mag., uitgebreid met nog twee andere soorten, waarvan helaas voor deze studie geen materiaal beschikbaar was.

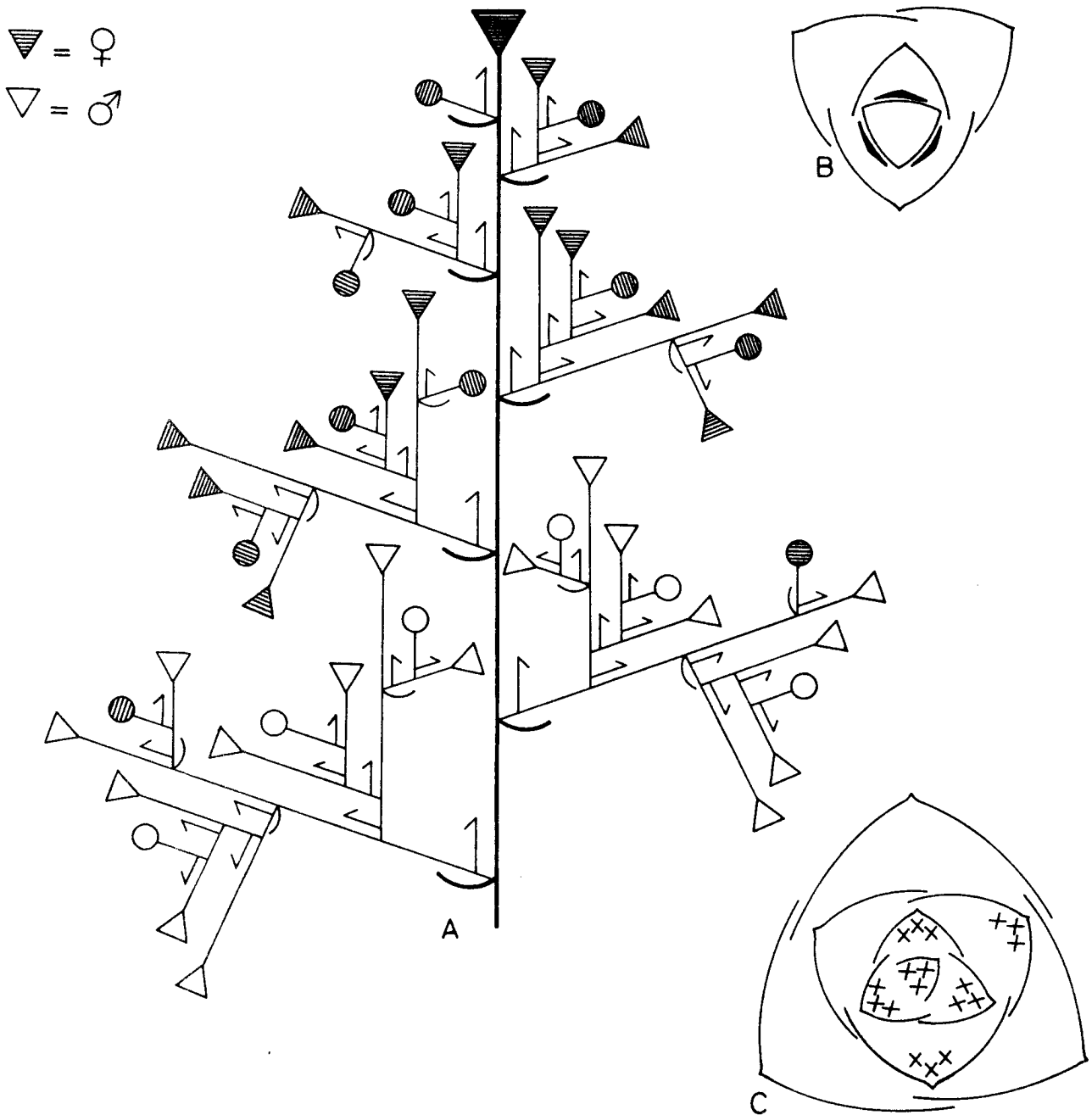


FIG. 8.13.6

*Everardia diffusa* Mag. & Wurd. -A: bloemgestel, zijzicht. -B: terminaal vr aartje, bovenzicht. -C: terminaal m aartje, bovenzicht. (A-C: Maguire & Politi 27825, U).

## 2. Gegevens per soort

sectio Everardia

=====

1) Everardia diffusa Koy. & Mag.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.13.6)

- Elk bloemgestel staat lateraal in de oksel van een bladachtige bractea met gesloten bladschede, en bezit een goed ontwikkeld profyl aan de basis.
- De hoofdas is vertakt volgens een open NVP, in de oksel van elk van deze bracteae met gesloten bladschede treffen we een gemengd PVP-NVP aan.
- De m en vr aartjes zijn niet helemaal strikt gescheiden langs de hoofdas, maar toch min of meer afzonderlijk gegroepeerd, m op de basistakken, vr aan de top van het bloemgestel.
- Het m aartje bestaat uit een 10-tal spiralig geplaatste glumae, waarvan de laagste vier leeg zijn en de bovenste elk (3-)4 meeldraden dragen.
- Het vr aartje is opgebouwd uit 4 spiralig geplaatste glumae, de bovenste echter staan bijna recht tegenover de derde gluma, waardoor het ook uit de positie van het driekantig vruchtje duidelijk wordt dat de derde gluma het vr bloemetje axilleert.
- Het driekantig vruchtje is aan de basis t.h.v. de zijden omgeven door drie glumellae met lang gewimperde rand (KOYAMA & MAGUIRE 1965: fig. 4, D-E).

Besluit: Lagenocarpus-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes voorhanden.

C. Vegetatieve anatomie: —

D. Bestudeerd materiaal:

- B. Maguire & L. Politi 27825, Venezuela (U)

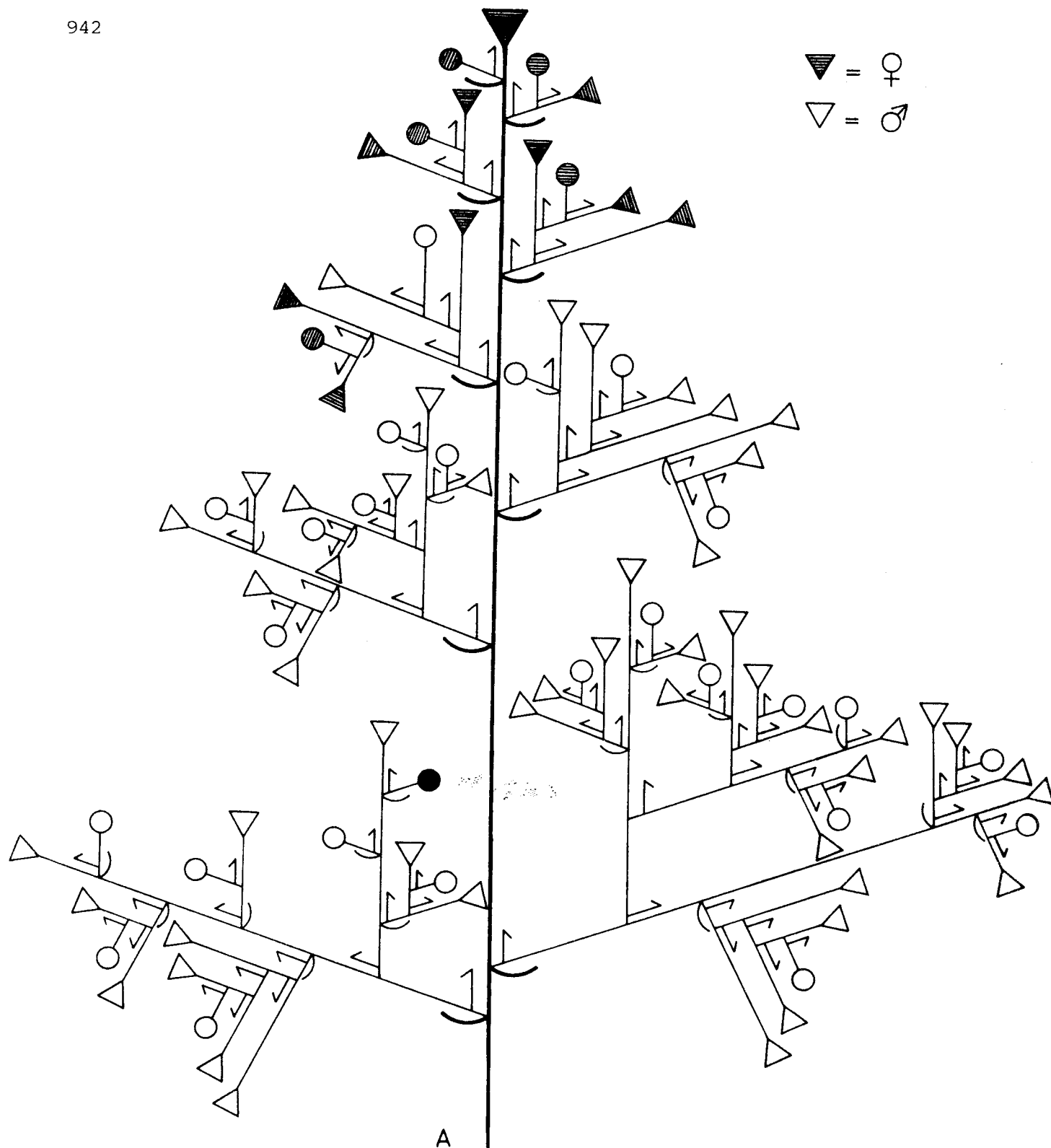


FIG. 8.13.7

Everardia montana Ridl. -A: bloemgestel, zijzicht. (A: Maguire 32791, U).

2) Everardia montana Ridl.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.13.7 &amp; 8.13.8)(\*A)

- Zoals bij E. diffusa Koy. & Mag.
- Het m aartje is opgebouwd uit een 10-tal glumae, de onderste drie zijn leeg, de vierde draagt 9 meeldraden, de vijfde en zesde elk 6, de zevende en achtste elk 4, de negende en tiende 2,...
- Het vr aartje bestaat uit 5-7 glumae, en de voorlaatste gluma draagt het vr bloemetje.

Besluit: Lagenocarpus-type.

## B. Embryo: geen rijpe vruchtjes voorhanden.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KOYAMA (1965: 257-258).
- METCALFE (1971: 263-264, fig. 34B, D-G).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- B. Maguire 32791, Venezuela (U)
- B. Maguire 32890, ibid. (U)
- B. Maguire c.s. 42181, ibid (K)

3) Everardia surinamensis Gilly

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.13.8)(\*A)

- Zoals bij E. diffusa Koy. & Mag.
- De vr en m aartjes zijn hier echter niet afzonderlijk gegroepeerd maar staan in kleine groepjes verspreid over het hele bloemgestel, de m worden aangetroffen op het uiteinde van de vertakkingen van lagere orde, de vr op de zijtakken van hogere orde.
- Het m aartje is opgebouwd ongeveer zoals bij E. montana Ridl.

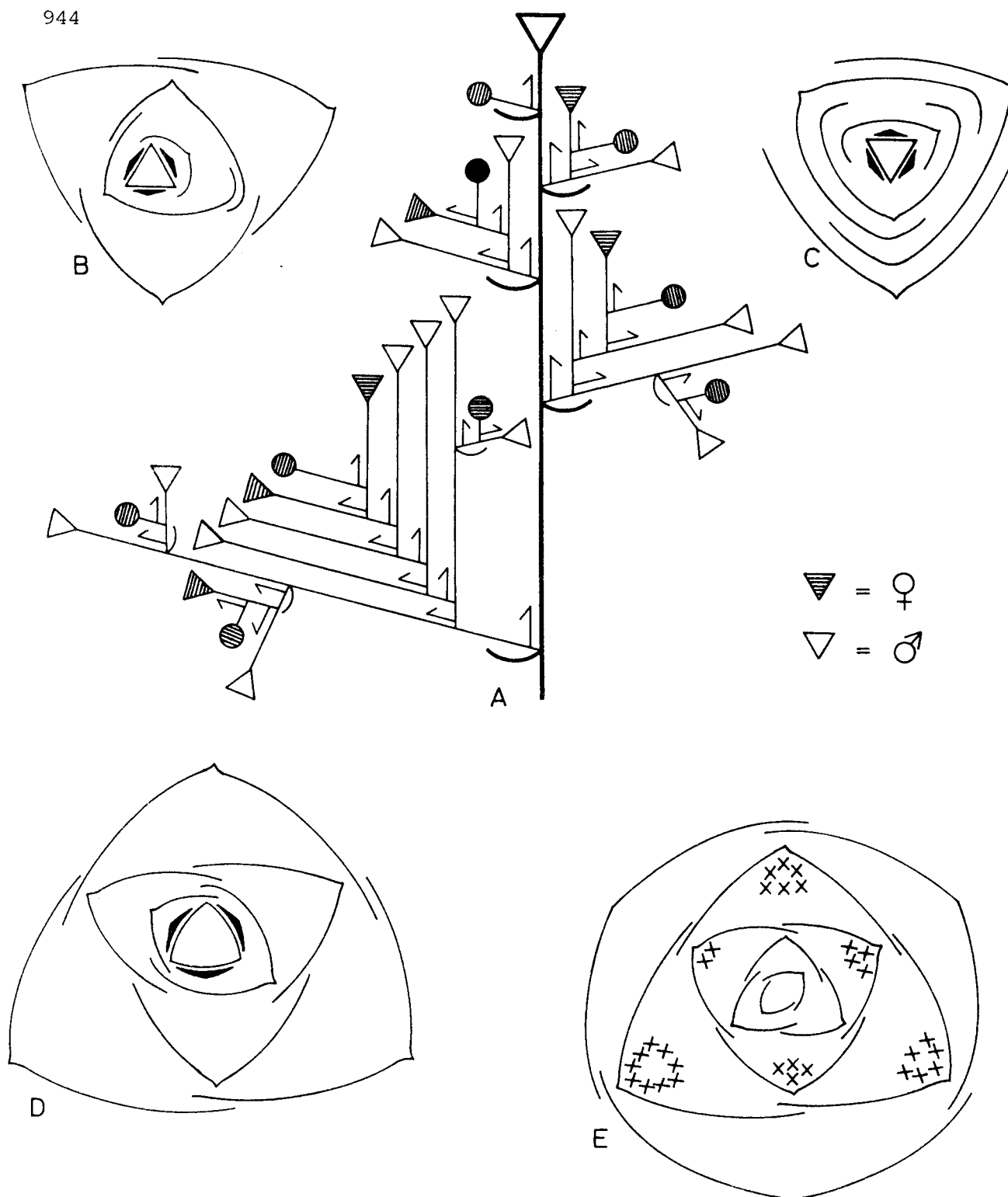


FIG. 8.13.8

*Everardia surinamensis* Gilg -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: terminaal vr aartje, bovenzicht. (A-B: Maguire 53624, U).

*E. montana* Ridl. -C-D: terminaal vr aartje, bovenzicht. -E: terminaal m aartje, bovenzicht. (C: Maguire 32890, U; D-E: id. 32791, U).

- Het vr aartje bestaat uit 6 spiralig geplaatste glumae, met het vr bloemetje in de oksel van de voorlaatste, grootste gluma.

Besluit: Lagenocarpus-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: —

D. Bestudeerd materiaal:

- B. Maguire c.s. 53624, Venezuela (U)

sectio Pseudo-everardia (Gilly) Koy. & Mag.

=====

Geen materiaal beschikbaar.

### 3. Bespreking

Deze soortengroep is binnen de Cryptangieae vrij eenvoudig herkenbaar aan de combinatie van volgende kenmerken: 1) ontwikkeling van een caudex, 2) laterale plaatsing van de bloemgestellen, 3) glumellae met lang gewimperde rand, deze drie gemeenschappelijk met Cephalocarpus, en ter onderscheid met dit laatste genus is er o.a. de vorm van de stijlbasis, nl. langgerekt tot kort konisch bij Everardia. Embryografische waarnemingen ontbreken nog, maar zouden wellicht onze inzichten niet veel kunnen verhelderen, gezien het zeer geringe differentiatieniveau van de wel bekende embryo's uit deze tribus.

Van de sectio Pseudo-everardia is geen enkele soort bestudeerd eveneens door het ontbreken van materiaal. Niettemin kunnen we uit de discussie bij GILLY (1951: 59-60) en de tegenargumenten bij KOYAMA & MAGUIRE (1965: 32-35), zoals hoger uiteengezet, met enige kans op korrektheid dit taxon inderdaad op sectio-niveau in Everardia houden, gezien de verschillen tussen beide groepen eerder kwantitatief moeten worden genoemd, waarbij het ontbreken van embryografische gegevens wel een risikofactor betekent.

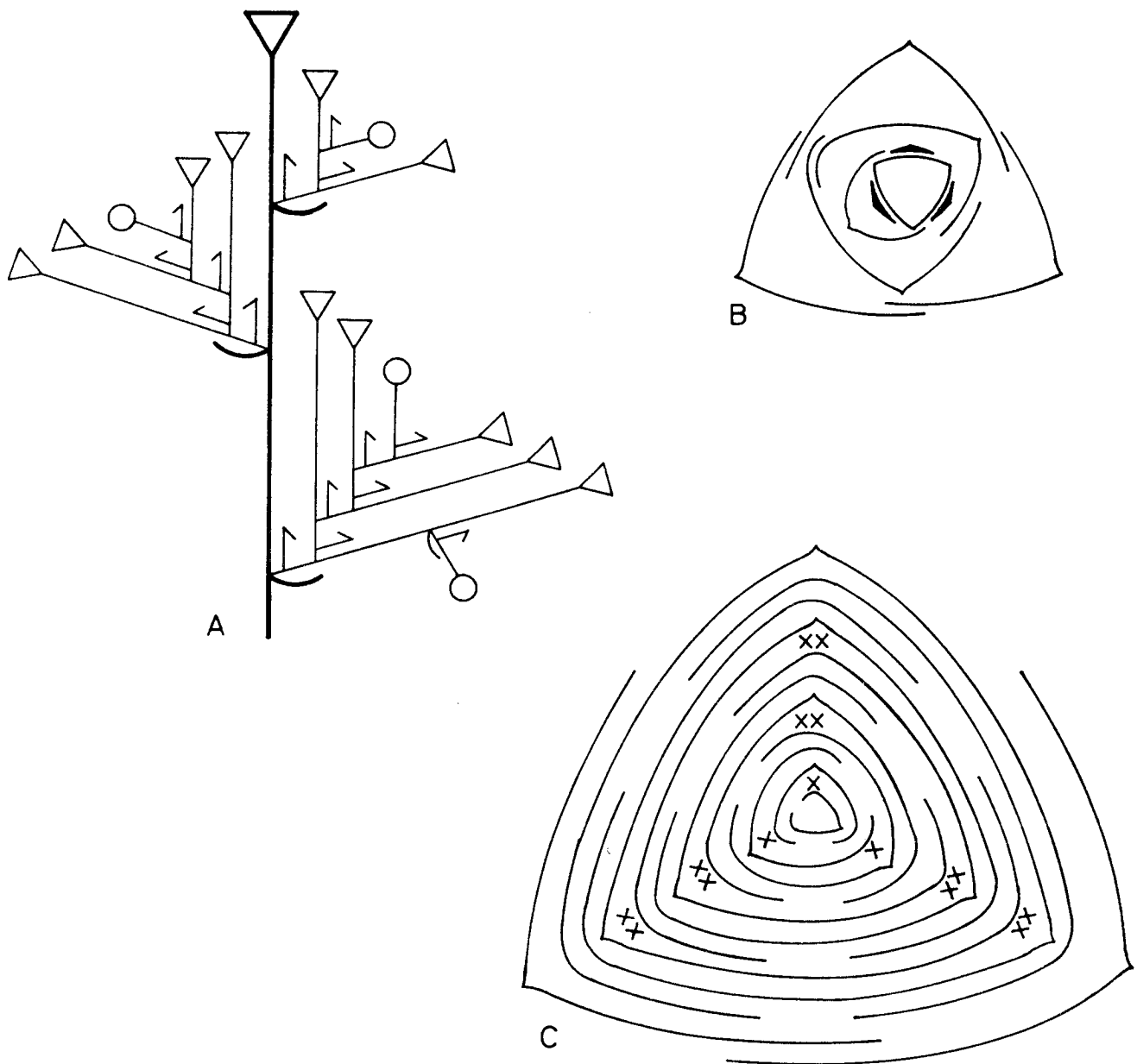


FIG. 8.13.9

*Cephalocarpus rigidus* Gilly -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: terminaal vr aartje, bovenzicht. (A-B: Maguire c.s. 42107, U).

*C. dracaenula* Nees -C: terminaal m aartje, bovenzicht. (C: Schultes & Cabrera 16305, BR).



### 13.5. Cephalocarpus Nees

---

#### 1. Taxonomie

Type: Cephalocarpus dracaenula Nees

Soorten uit dit genus worden op eenvoudige wijze herkend aan de bijzondere vorm van de blijvende stijlbasis: bij rijpheid is het holle onderste deel ineengeschrompeld, het volle topdeel echter niet, waardoor de typische knotsvorm ontstaat waaraan dit genus zijn naam dankt.

Wellicht o.i.v. dit opvallende kenmerk is de zelfstandigheid van Cephalocarpus zelden betwist. Ook hier vormt PFEIFFER (1922a: 91) een notoire uitzondering, door dit genus als subgenus in Lagenocarpus onder te brengen; BÖCKELER (1874: 415) en CLARKE (1908a: 135) daarentegen brachten Cephalocarpus in Cryptangium onder.

GILLY (1942: 293) heeft het genus gerehabiliteerd en de Cephalocarpus-soorten over twee subgenera verdeeld, op grond van m.i. minder relevante verschillen, die het hoge niveau van onderscheid niet lijken te rechtvaardigen: bvb. de lengte van het holle stijldeel en het al dan niet verwezenlijkte PVP waarin de aren gegroepeerd kunnen voorkomen, blijken binnen een soort variabel te zijn.

#### 2. Gegevens per soort

##### 1) Cephalocarpus dracaenula Nees

A. Bloemgestel: (FIG. 8.13.9)(\*A)

- Geaxilleerd door enkele van de bladeren aan de top van de caudex vinden we een aantal deelbloemgestellen, alleenstaand of gegroepeerd in een PVP, met de profyllen aanwezig.
- Elk deelbloemgestel is opgebouwd volgens een verdicht, gemengd PVP-NVP, met profyllen aanwezig.

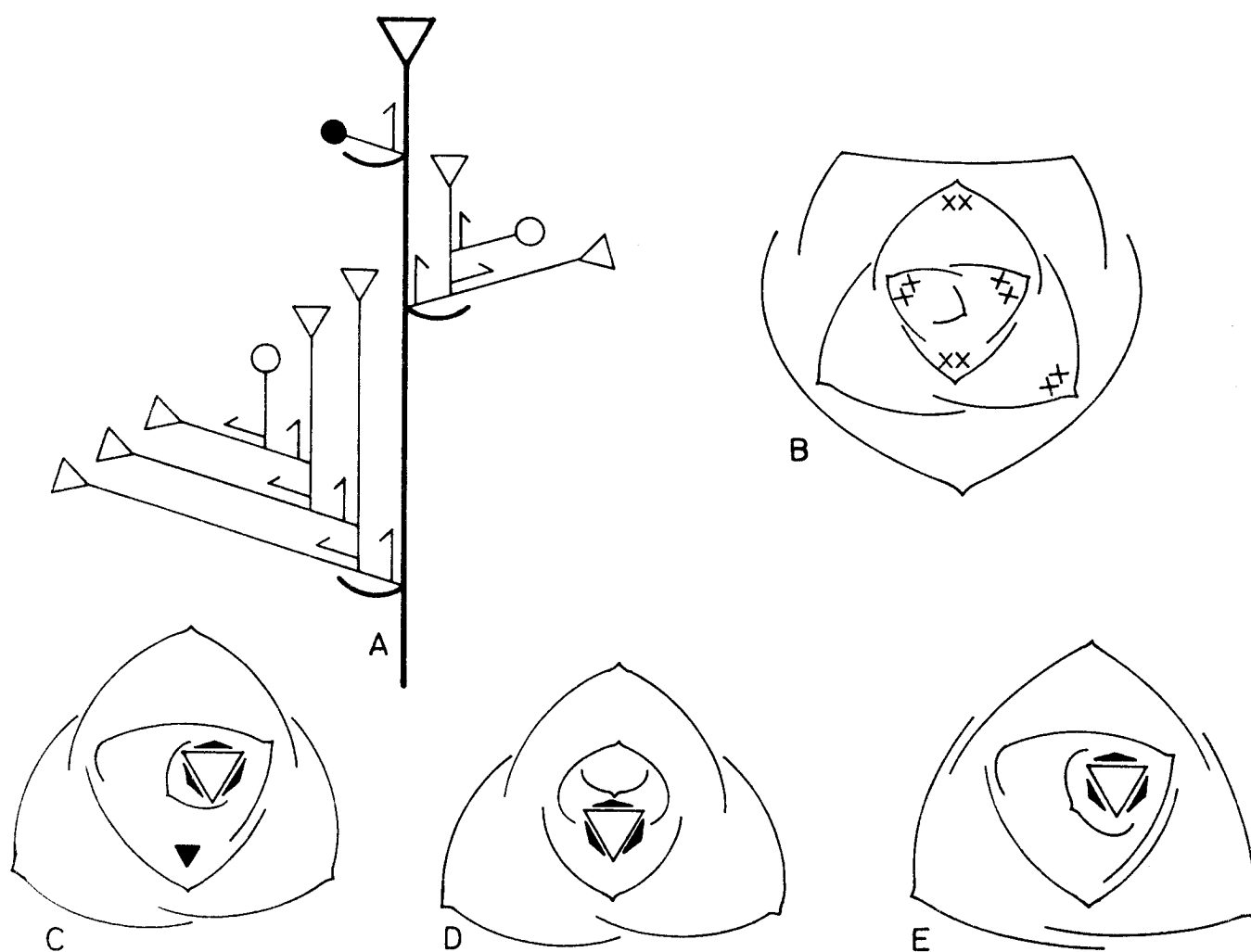


FIG. 8.13.10

Cephalocarpus rigidus Gilly -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: lateraal m aar-  
tje, bovenzicht. -C-E: terminale vr aartjes, bovenzicht. (A-B: Maguire c.s.  
42455, U; C-E: id. 32105, U).

- In het m aartje staan de ca. 13 glumae spirotristisch ingeplant, de vierde gluma is de grootste, gluma 4 tot en met 9 dragen elk 2 meeldraden, gluma 10-11 elk 1 meeldraad, gluma 13 is leeg.
- De bestudeerde aren en zelfs de gehele plant bleken volledig m, hoewel KOYAMA & MAGUIRE (1965: 18) voor dit genus tweeslachtige aren vermelden.

Besluit: wellicht Lagenocarpus-type.

B. Embryo: geen vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- R.E. Schultes & I. Cabrera 16305, Colombia (BR)

## 2) Cephalocarpus rigidus Gilly

A. Bloemgestel: (FIG. 8.13.9 & 8.13.10)(\*A)

- De deelbloemgestellen zijn langgesteeld en staan elk afzonderlijk in de oksel van een bladachtige bractea, verspreid langs de stengel.
- Elk deelbloemgestel is volgens verdicht, gemengd PVP-NVP opgebouwd, alle profyllen zijn aanwezig en duidelijk ontwikkeld.
- In het m aartje staan de glumae spirotristisch ingeplant, de onderste twee zijn leeg, de volgende dragen elk 2 meeldraden.
- Het vr aartje omvat 5-8 spiralig geplaatste glumae, met het enige bloemetje in de oksel van de voorlaatste gluma, aangetoond door de stand van het driekantig vruchtje; soms is er nog een supplementaire en rudimentaire topgluma aanwezig, waardoor de laterale positie van het vr bloemetje verder wordt bevestigd.

13.5. Cephalocarpus

- Het vruchtje wordt aan de basis t.h.v. de zijden omgeven door drie kleine glumellae met lang gewimperde rand.
- De drie bestudeerde exemplaren waren eenslachtig, volledig m of vr: deze soort vertoont duidelijk neiging naar dioecie.

Besluit: Lagenocarpus-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes voorhanden.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 159-161, sub Lagenocarpus).
- METCALFE (1971: 154-156, fig. 22 A-D).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- B. Maguire & D.B. Fanshawe 32501, Br. Guyana (K, U), vr
- B. Maguire c.s. 42107, Venezuela (K, U), vr
- B. Maguire c.s. 42455, ibid. (U), m

## 3. Bespreking

De structuur van het bloemgestel en van de aartjes, de vorm en ligging van de glumellae zijn evenveel argumenten voor de affiniteiten met de Cryptangieae.

Door de aanwezigheid van een caudex, de laterale positie van de complexe aren, de lang gewimperde rand van de glumellae benadert Cephalocarpus het genus Everardia. De bijzonder gedifferentieerde stijlbasis vormt naast het veel eenvoudiger bloemgestel het beste onderscheid met Everardia.

# 14. Trilepideae Goetgh.

---

## 1. Overzicht der genera

1. Trilepis Nees: (5) Guyana, SE. Braz.
2. Afrotrilepis (Gilly) J. Raynal: (2) W. trop. Afr. tot Gabon
3. Coleochloa Gilly: (7) W. Camer., W. Angola, E. Afr., Madag.
4. Microdracoides Hua: (1) Guinée, Sierra Leone, Nigeria, Camer.

## 2. Sleutel tot de genera (tabel 8.14.1)

- 1A. Plant tweehuizig; struikvormig; glumellae rond het vruchtje vrij goed ontwikkeld ..... Microdracoides
- B. Plant eenhuizig; de bovengrondse vegetatieve stengel niet uitgegroeid of tot 0,50 m hoog; glumellae rond het vruchtje (sterk) gereduceerd ..... 2
- 2A. Bladeren distich, met open schede en een abscissiestrook aan de basis van de lamina; aren steeds tweeslachtig ...  
..... Coleochloa
- B. Bladeren niet distich, met gesloten schede en contraligula, lamina blijvend; aren één- of tweeslachtig .....  
..... 3
- 3A. Haartjes-ligula ontbreekt; aren en aartjes konstant eenslachtig, glumae 1 ..... Trilepis
- B. Haartjes-ligula aanwezig; één- en tweeslachtige aren en aartjes in eenzelfde bloemgestel, glumae 3 .....  
..... Afrotrilepis

Tabel 8.14.1 : Een vergelijking van de Trilepideae-genera

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Trilepis</u></b>	<b><u>Afrotrilepis</u></b>	<b><u>Coleochloa</u></b>	<b><u>Microdracoides</u></b>
<i>Plant</i>	2-slachtig	2sl	2sl	1sl
<i>Bloemgestel</i>	1 - 2sl	2sl	2sl	1sl
<i>Aar</i>	1sl	1 - 2sl	2sl	1sl
<i>Aartje</i>	1sl	1 - 2sl	1 - 2sl	1sl
<i>Aantal glumæ per</i>				
<i>aartje (excl. profyl)</i>	1	3	3	3
<i>Vruchtonttrek</i>				
<i>aan de basis</i>				
<i>Contraflagula</i>	+	+	-	+ ?
<i>Ligula</i>	-	+	+	±
<i>Bladschede</i>	gesloten	gesloten	open	gesloten
<i>Lamina</i>	blijvend	blijvend	afvallend	afvallend
<i>Bladstand</i>	spiralig	spiralig	distich	spiralig

## 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

Vier genera, het ene al merkwaardiger dan het andere, vormen deze recent beschreven tribus (GOETGHEBEUR 1985: 628-629). Tot nog toe waren deze genera in de Cryptangieae (GILLY 1943; KOYAMA & MAGUIRE 1965; EITEN 1976a: 101) of in de Sclerieae (RAYNAL 1963: 261; HAINES & LYE 1973: 337) opgenomen, maar in de loop van het onderhavig onderzoek accumuleerden zich een belangrijk aantal verschilpunten met de restgroep rond Lagenocarpus; o.a. RAYNAL (1963: 265) vermoedde reeds een aantal groepsbindende factoren tussen deze vier genera.

- 1) Een zwaarwegend argument wordt door de embryografie geleverd; bij drie genera (van Microdracoides waren helaas geen rijpe vruchtjes voorhanden) is een hoog gespecialiseerd embryotype aangetroffen, dat zoals reeds vermeld een m.i. zelfstandige vorm van het Carex-type, nl. het Trilepis-type voorstelt.
- 2) De structuur van het makrobloemgestel is bij alle soorten identiek; dit is opgebouwd volgens het TVP, wat ook door HAINES & LYE (1973: 333, fig. 1C) was opgemerkt, maar waarvoor toen geen verklaring werd gevonden: "...its nature is not understood...". Hogerop, bij de terminologische inleiding (deel 2B) heb ik een mogelijke en waarschijnlijke interpretatie van dit fenomeen gegeven, nl. als een herhaalde transversale profylvertakking. De aren op het uiteinde van de TVP takken zijn dicht samengetrokken en simuleren aartjes; ze bestaan uit een vrij groot aantal zittende, spirotristisch geplaatste 1-2-bloemige aartjes. Ook EITEN (1976a: 99) heeft dit bijzonder patroon herkend, maar gebruikte hiervoor de m.i. semantisch af te keuren term "compound spikelet". Afrotrilepis jaegeri J. Rayn. heeft wel deze bijzondere aarstructuur, maar door de sterke oligomerisatie van het vertakkingsstelsel tot 2-3 aren volgens een open NVP langs de hoofdas, kan geen TVP meer tot ontwikkeling komen. De identieke structuur belet niet dat de geslachtsverdeling bij de diverse genera op verschillende manieren is terug te vinden (tabel 8.14.1).
- 3) Het aartjesprofyl zou volgens HAINES & LYE (1973: 333) bij Coleochloa en Afrotrilepis ontbreken: "...the loss is probably associated with the close crowding...". Bij een eerste beschouwing lijkt het er inderdaad op dat deze door haar karakteristieke vervorming eenvoudig herkenbare gluma niet meer tot ontwikkeling is gekomen; slechts wanneer alle genera zijn bestudeerd en een vergelijkend morfologisch onderzoek mogelijk wordt, zien we dat het profyl overal aanwezig is, bij Microdracoides steeds en bij de andere genera soms of zelden onder de klassieke vorm, maar vaak is dit profyl dan vergezeld van 1-2 kleinere schubjes of het kan zijn opge-

#### 14. Trilepideae

954

deeld in 2-3 kleinere deelstructuren, alle in consistentie en kleur lijkend op de glumae; de bloemdragende glumae zijn vnl. door hun grotere afmetingen en door de stand van de bloemdelen goed te onderscheiden van de profyldeeltjes, bijgevolg kunnen van deze laatste hun aantal en positie vrij eenvoudig worden bepaald. Deze opmerkelijke polymorfie van het profyl heb ik nergens anders bij Cyperaceae aangetroffen.

- 4) Veel problemen zijn ontstaan rond de interpretatie van de merkwaardige vruchtstructuur. NEES (1842: 197), NELMES (1953: 373), KOYAMA & MAGUIRE (1965: 9-12, fig. 2A) en KOYAMA (1969b: 213-217, fig. 36 & 1971: 606-608, fig. 9) menen een complexe structuur te hebben waargenomen: het zaad zou los worden omhuld door een dun pericarp dat naar boven versmalt en daar de stijl zou vormen; dit vruchtje wordt zelf ingesloten door een losse utriculus; tussen pericarp en utriculus bevindt zich een heel ijl parenchymatisch weefsel. GILLY (1943: 11), RAYNAL (1963: 264) en HAINES & LYE (1973: 336, fig. 1G,I) daarentegen beschouwen deze structuur als een enkelvoudig, hoewel bijzonder gebouwd vruchtje, met een endocarp, mesocarp en pericarp, door de andere auteurs resp. pericarp, parenchym en utriculus genoemd. De tweede opinie is de meest waarschijnlijke vermits uit de waarnemingen van de tweede reeks auteurs i.v.m. het vaatbundelverloop onmiskenbaar blijkt dat de drie vaatbundels in wat zij het pericarp noemen doorlopen in de drie stijltakken. De vier genera blijken zich dus ook door hun ongewone vruchtstructuur van de Cryptangieae s.s. af te scheiden.

- 5) Tenslotte bevestigt de anatomie verder de duidelijke onderlinge affiniteiten tussen Afrotrilepis, Trilepis en Coleochloa en de veel geringere overeenkomst met Lagenocarpus (METCALFE 1969: 786 & 1971: 74, 171).

Microdracoides is wellicht door zijn ongewone habitus op anatomische gronden alleen niet onmiddellijk een bepaald tribus toe te wijzen (METCALFE 1971: 390), maar ook omwille van andere kenmerken laten CHERMEZON (1933b: 97), GILLY (1943: 1) en KOYAMA (1965: 261) dit genus aansluiten bij de drie voornoemde genera.

Omwille van deze niet geringe gemeenschappelijke differentiërende kenmerken lijkt de nieuwe status voor de 4 genera verantwoord, hoewel ik hier de ontegensprekelijke gelijkenissen met en overgangsvormen naar de Cryptangieae s.s. niet onvermeld wil laten:



- 1) De overgang van bladschede naar lamina wordt gekenmerkt door een ligula, een franje van haartjes bij Coleochloa en min of meer bij Microdracoides, ook bij Afrotrilepis maar daar is een supplementaire contraligula die ook bij Trilepis aanwezig is (RAYNAL 1963: pl. 2), waardoor de brug naar de Cryptangieae (en Sclerieae) met hun contraligula is gelegd.
- 2) Aan de basis van het vruchtje worden bij de Trilepideae en min of meer ook bij de Cryptangieae drie hyaliene vliesjes met verlengde losse randcellen aangetroffen (CHERMEZON 1933b: 95-96, fig. 3) telkens ter hoogte van een vlakke zijde van het vruchtje; deze positie is merkwaardigerwijze in tegenstelling met de plaatsing van de drie cupulalobben bij Sclerieae, die zich nl. ter hoogte van de overlangse ribben bevinden. HAINES & LYE (1973: 335-336) veronderstellen deze struktuurtjes homoloog met de cupulalobben van Scleria en zien ze als een uitgroeiing van de bloemas onder het vruchtje, maar mij lijkt het beter om ze te homologiseren met de drie meromonandriale periantheenheden, zoals die o.a. bij veel rhynchosporoïde soorten voorkomen.

Na deze algemene beschouwingen over relaties binnen en buiten de tribus, moeten we ook hier opmerken, zoals voor nog andere tribus het geval is, dat de plaatsing van het vr. bloemetje wordt betwist. KOYAMA (1971: 611, fig. 10-11) verdedigt verder zijn voorheen ingenomen stelling i.v.m. een onderfamilie Mapanioideae (Cryptangieae, Sclerieae en Hypolytreae) gekenmerkt door cymeus gebouwde "cymelets" met terminaal vruchtbeginsel (KOYAMA 1969b: 222) en door complexe vruchtjes of "fructifications" (KOYAMA & MAGUIRE 1965: 8). De structuur van de vruchtjes is reeds behandeld en bleek niet in overeenstemming met de mening van KOYAMA. Ook i.v.m. de bouw van het aartje is zijn stelling niet houdbaar: het geschetste lege profyl (KOYAMA 1971: fig. 11) is niet teruggevonden, niet door mezelf, niet door RAYNAL (1963: pl. 3C), noch door HAINES & LYE (1973: 335) vermits de gluma boven de gluma met vr. bloemetje bijna steeds een m. bloemetje bevat. NAPPER (1964: 34), HAINES & LYE (1973: 335) en EITEN (1976a: 101, fig. 19) hebben bij Coleochloa setifera (Ridl.) Gilly en ikzelf ook nog bij Afrotrilepis jaegeri J. Rayn. aartjes met twee vr. bloemetjes in de oksel van opeenvolgende glumae aangetroffen waardoor hun laterale natuur ontegensprekelijk wordt aangetoond.



## 14.1. Trilepis Nees

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: Trilepis lhotzkiana Nees (FENZL 1836: 960)

RAYNAL (1963: 250-251, pl. 1) heeft op een heldere manier de boeiende geschiedenis van Trilepis en verwante genera verhaald, waarvan we hier een aangepaste versie van de tabel (t. 8.14.2) en een aantal stappen zullen weergeven.

De verwarring neemt een aanvang van bij de start: NEES (1834a: 305) baseerde zijn genus op twee soorten, T. lhotzkiana Nees en T. royleana Nees die nu eigenlijk niet meer zo heel verwant worden geacht (de eerste hoort in de Trilepideae, de andere in de Cariceae); de konvergentie in aartjesbouw leidde wellicht tot de verwarring. Reeds FENZL (1836: 960) bemerkte de belangrijke verschillen tussen beide soorten en richtte voor elk een sectio op, sectio Trilepis voor T. lhotzkiana en sectio Diilepis voor T. royleana, waardoor Trilepis ondubbelzinnig is gelectotypifieerd.

Fintelmannia Kunth is een oorspronkelijk monotypisch genus, en F. restioides Kunth is een jonger synonym voor T. lhotzkiana Nees. Overwegend is deze naam voor de Zuidamerikaanse tak van Trilepis s.l. gebruikt (zelden ook voor de soort uit Madagascar), en komt dus overeen met de huidige Trilepis s.s. De Westafrikaanse soorten worden hier ondergebracht in Afrotrilepis, de Oostafrikaanse in Coleochloa.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Trilepis lhotzkiana Nees

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.14.1)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae hebben een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd TVP-NVP, en de profyllen zijn aanwezig en goed ontwikkeld.

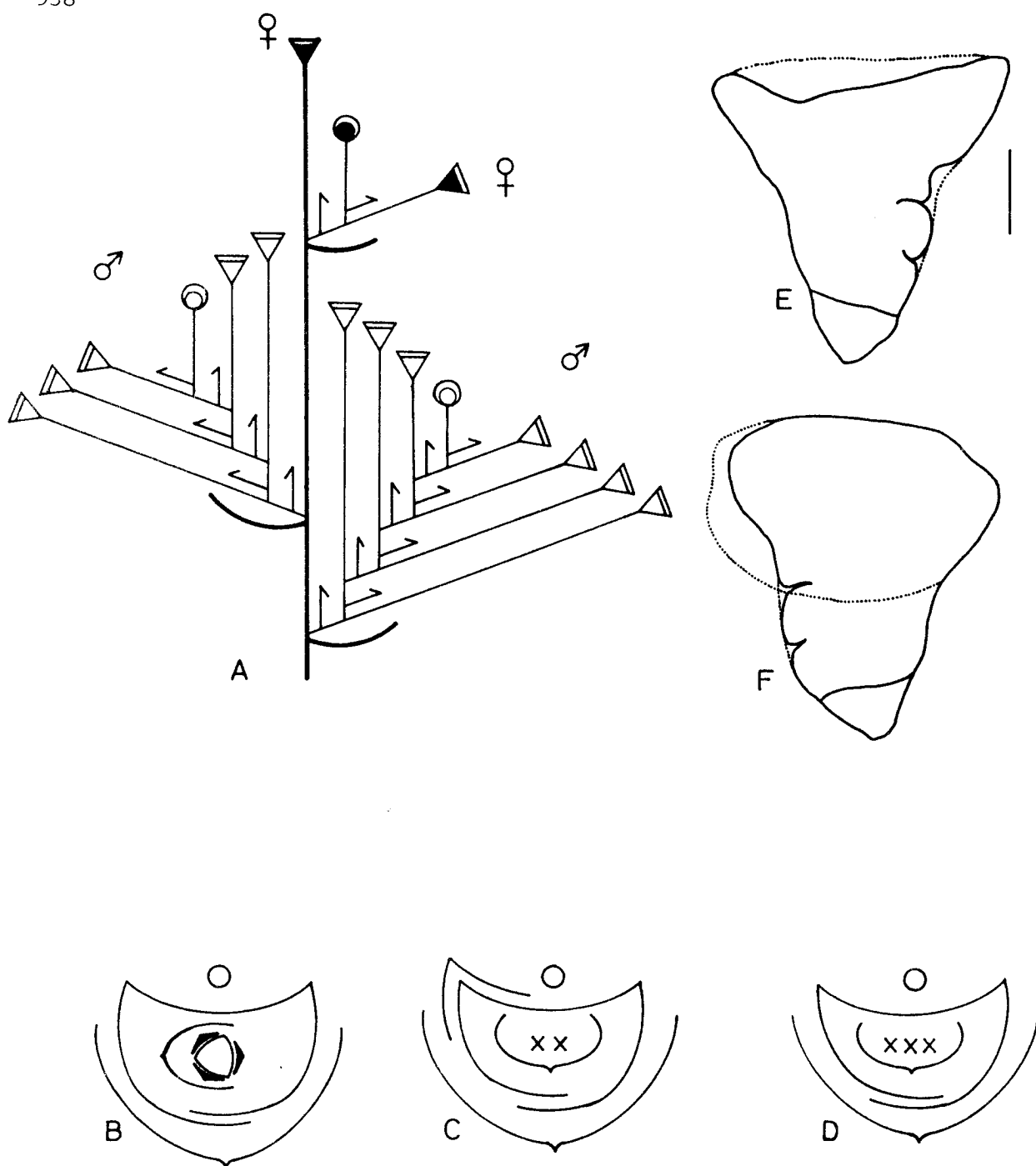


FIG. 8.14.1

*Trilepis lhotzkiana* Nees -A: deel van een bloemgestel, zijzicht. -B-D: laterale aartjes, bovenzicht. -E-F: jong embryo, sagittaal. (A-F: Glaziou 12258,P).

- Aan het uiteinde van de zijtakjes bevindt zich telkens een dichte NVP aar; deze aren zijn eenslachtig, m aren bevinden zich onderaan in het bloemgestel, vr aren bovenaan, zelden zijn alle aren van een bloemgestel m.
- De aartjes zijn eenslachtig; een m aartje bezit een enkelvoudig, soms een complex profyl, en verder 1 gluma met een m bloemetje: 2-3 meeldraden; een vr aartje bezit een enkelvoudig profyl, en verder 1 gluma met een vr bloemetje: een trimeer gynoecium t.h.v. de zijden omgeven door drie glumellae, zeer korte schubjes met lange haren aan de rand.

Besluit: Trilepis-type.

B. Embryo: (FIG. 8.14.1)

- De bestudeerde embryo's zijn wellicht niet helemaal vol-groeid.
- Het kotyl is schotelvormig verbreed, afgeplat, waardoor de omtrek omgekeerd driehoekig met ingebogen flanken is.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, lateraal;  
                  - wk is goed ontwikkeld, niet ingezonken, (sub)basaal.
- Frontaal: - ks is rond tot ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Trilepis-type, matig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 162).
- METCALFE (1971: 531-532, fig. 68 p.p.).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Castellanos 22530, Brazilië (NY)
- Glaziou 12258, ibid. (K, P)



## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Volgens GILLY (1943: 6, 15) en RAYNAL (1963: 255-257) zouden de aren van *Trilepis* 1- of 2-slachtig zijn, volgens KOYAMA & MAGUIRE (1965: 14) als regel eenslachtig, EITEN (1976a: 99) tenslotte vermeldt alleen eenslachtige aren, wat ook door mij, weliswaar op slechts 2 exemplaren is waargenomen.
- BLASER (1944: 61, fig. 38-44) beschreef en tekende een lateraal m bloemetje, in de oksel van een gluma, voorzien van een profyl en 3 meeldraden elk met hun glumella; omwille van enige onduidelijkheden en bij afwezigheid van persoonlijke waarnemingen van een dergelijke structuur bij *Trilepis* wagen we ons niet aan een interpretatie van dit gegeven.

## B. Embryo: —

## C. Vegetatieve anatomie: —

## 4. Bespreking

Door de morfologie van het bloemgestel en de embryovorm komt de natuurlijke affiniteit met *Afrotrilepis*, *Trilepis* en *Microdracoides* duidelijk tot uiting; ook de ongewone vegetatieve structuur (CHERMEZON 1933b: 91-94; GILLY 1943: 6-7; RAYNAL 1963: 253-255, pl. 2) steunt deze stelling.

Toch is dit genus eenvoudig van de andere af te scheiden, op grond van de resp. aan- en afwezigheid van contraligula en ligula, de geslachtsverdeling in het bloemgestel, het aantal glumae in het aartje en het steviger gebouwde endo- en pericarp (tabel 8.14.1).

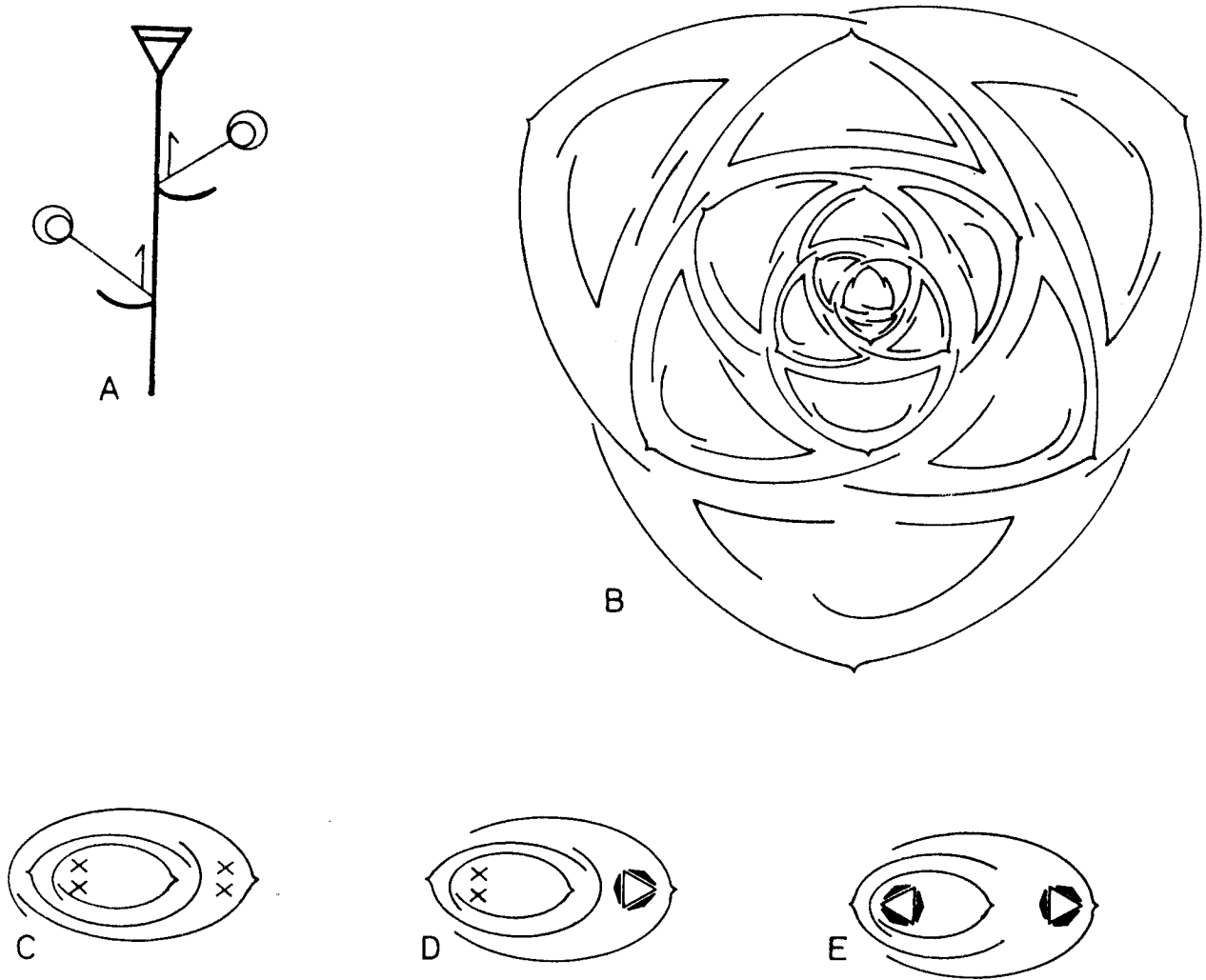


FIG. 8.14.2

Afrotrilepis jaegeri J. Raynal -A: bloemgestel, zijzicht. -B: terminale 2sl aar, bovenzicht (van de aartjes is slechts hun complex profyl getekend). -C-E: laterale aartjes, bovenzicht (zonder hun complex profyl). (A-E: Morton SL 3611, K).



## 14.2. Afrotrilepis (Gilly) J. Raynal

---

### 1. Taxonomie

Type: A. pilosa (Böck.) J. Raynal

De historiek van dit genus is nauw verbonden met die van Trilepis. Slechts sinds GILLY (1943) en RAYNAL (1963) hun gedetailleerde studies hebben gepubliceerd, is de eigenheid van deze genera erkend. De typesoort was nochtans reeds een hele tijd bekend, net zoals die van Coleochloa. Zoals RAYNAL (1963) mooi kon aantonen bestaat het Trilepis s.l.-complex uit drie onderling verwante subeenheden, en hangt het opnieuw van de persoonlijke appreciatie van de auteur af op welk niveau deze taxa door de bestaande verschillen worden getild.

In tabel 8.14.2 verschijnt een overzicht van de taxonomische be- en mishandeling uitgevoerd met deze en "verwante" genera.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Afrotrilepis jaegeri J. Raynal

A. Bloemgestel: (FIG. 8.14.2)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP, de bracteeën vertonen een gesloten bladschede.
- Deze zijassen dragen elk aan de top een kompakte NVP aar, die tweeslachtig is, met m aartjes onderaan, tweeslachtige aartjes bovenaan, vr aartjes komen slechts zelden voor.
- De aartjes bezitten alle een complex profyl, dat uit 2-3 kleine schubjes met onregelmatige vorm bestaat; verder vinden we 3 goed ontwikkelde glumae, waarvan de laagste twee resp. elk een m, of een m en een vr, of zelden elk een vr bloemetje dragen.

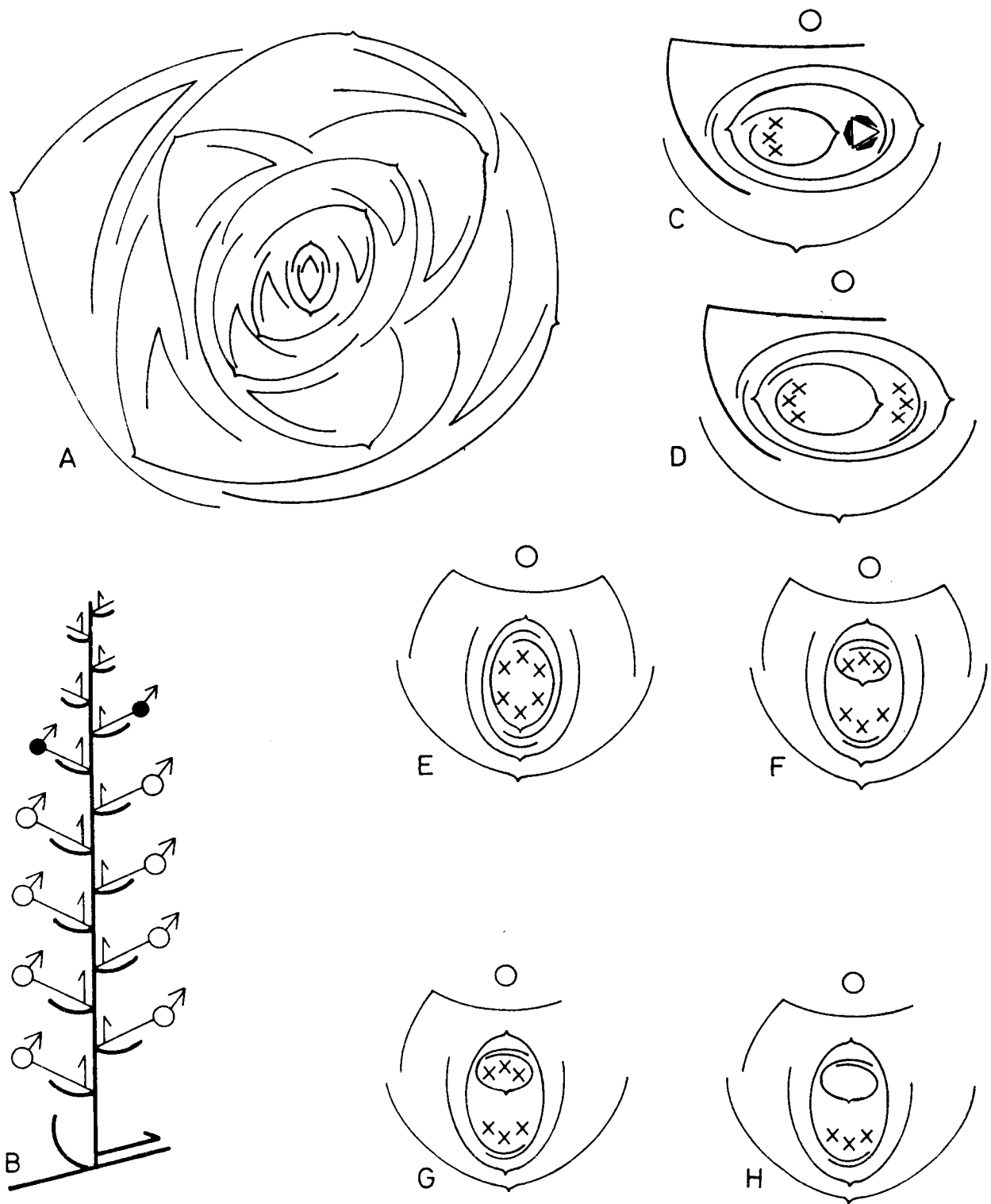


FIG. 8.14.3

*Afrotrilepis pilosa* (Böck.) J. Raynal -A: terminale 2sl aar, bovenzicht (van de aartjes is slechts het complex profyl getekend). -B: laterale m aar, zijzicht. -C-H: laterale aartjes, bovenzicht. (A-H: Bakshi 139, K).

- Een m bloemetje bestaat uit 1-2 meeldraden.
- Een vr bloemetje bestaat uit een trimeer gynoecium, t.h.v. de zijden omgeven door drie glumellae: heel korte schubjes met lange haren aan de rand.

Besluit: Trilepis-type.

B. Embryo: geen vruchtjes met rijp zaad voorhanden.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- Morton SL 3611, Sierra Leone (K)

## 2) Afrotrilepis pilosa (Böck.) J. Raynal

A. Bloemgestel: (FIG. 8.14.3)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP, de bracteae vertonen een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd TVP-NVP, de profyllen zijn echter slecht ontwikkeld tot afwezig.
- Aan het uiteinde van de zijtakjes bevinden zich de compacte NVP aren, die meestal 2sl zijn, met de m aartjes onderaan, en de 2sl aartjes bovenaan, zelden zijn alle aartjes en dus ook de aar m.
- De aartjes bezitten een meestal onvolkomen ontwikkeld profyl en 3 goed ontwikkelde glumae, waarvan de laagste twee resp. elk een m, of een m en een vr bloemetje dragen, zelden vinden we de bovenste twee elk met een m bloemetje of alleen de laagste.
- Een m bloemetje bestaat uit 3 meeldraden, een vr bloemetje is gebouwd als bij A. jaegeri.

Besluit: Trilepis-type.

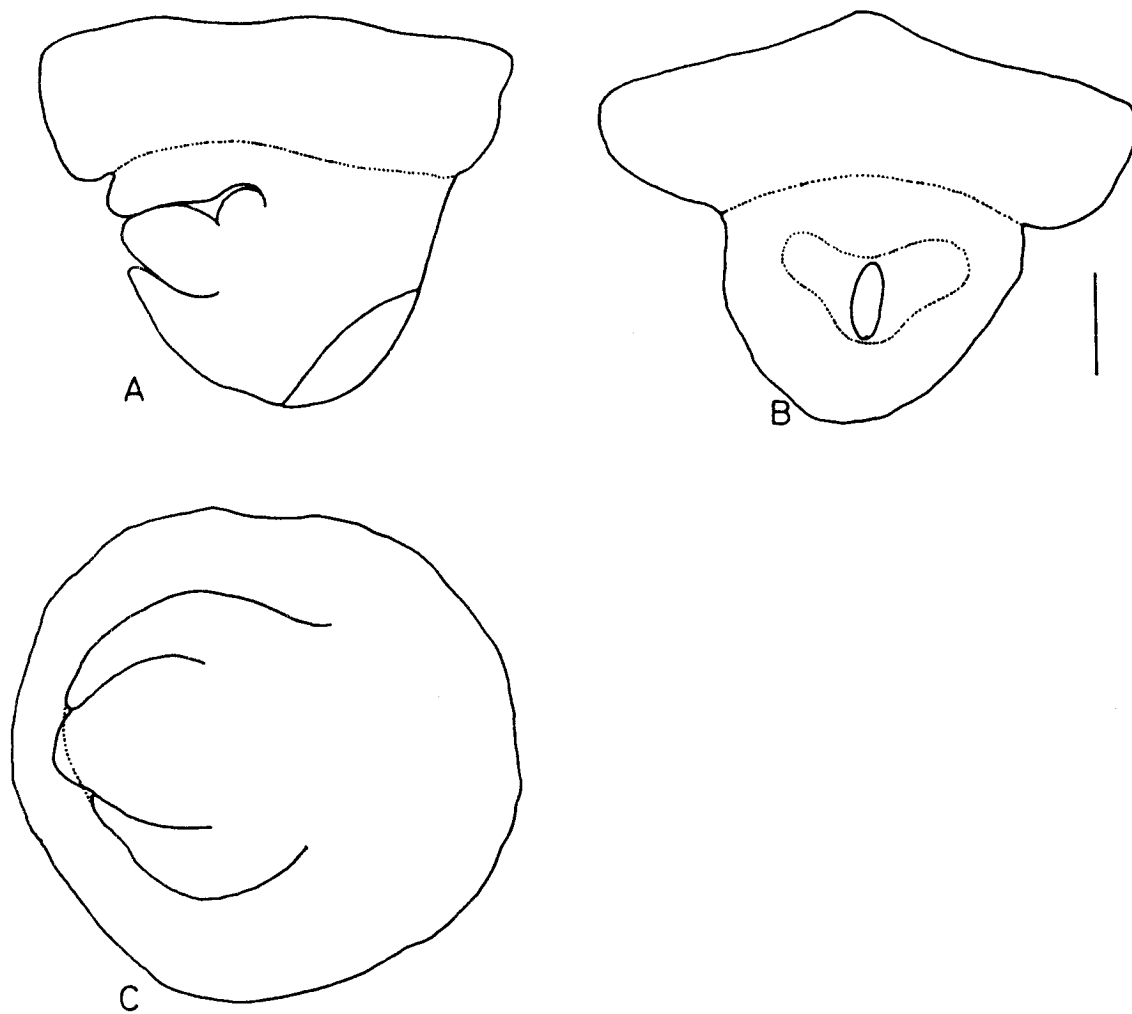


FIG. 8.14.4

*Afrotrilepis pilosa* (Böck.) J. Raynal -A: embryo, sagittaal. -B: id., frontaal. -C: id., basaal. (A-C: Onochie FHI 35392, K).

## B. Embryo: (GOETGHEBEUR 1981a: fig. 20)(FIG. 8.14.4)

- Het kotyl is dik, schotelvormig verbreed, vaak asymmetrisch ontwikkeld, soms iets umbonaat; het koleoptiel heeft een uitgesproken kam.
- De omtrek is breed omgekeerd driehoekig met een insnoering onder de kotylrand.
- Sagittaal: - b1 is goed en b2 matig ontwikkeld, lateraal;  
                   - wk is niet duidelijk waarneembaar, wellicht schuin lateraal.
- Frontaal: - ks is omgekeerd peervormig tot ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Trilepis-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 163, sub Eriospora).
- CHERMEZON (1933a, sub Eriospora).
- KOYAMA (1965: 253-256, fig. 22-23).
- METCALFE (1971: 71-75, fig. 10 E-J).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Bakshi 139, Sierra Leone (K)
- P. Goetghebeur 5182, Kameroen (GENT)
- Onochie FHI 35392, Nigeria (K)
- Thomas 492, Sierra Leone (K)

## 3. Bespreking

Zoals voor Trilepis geldt mutatis mutandis ook hier dat de bloeimorfologie, de embryovorm en de bijzondere vegetatieve structuur op een nauwe verwantschap met de andere Trilepideae wijzen.

Afrotrilepis differentieert zich niettemin door de aanwezigheid van ligula én contraligula, door haar vaak 2sl aartjes en aren, door haar duidelijk driekantige vruchtjes. De ongewone levensvorm van A. jaegeri is goed beschreven bij JAEGER (1971: 618-621).

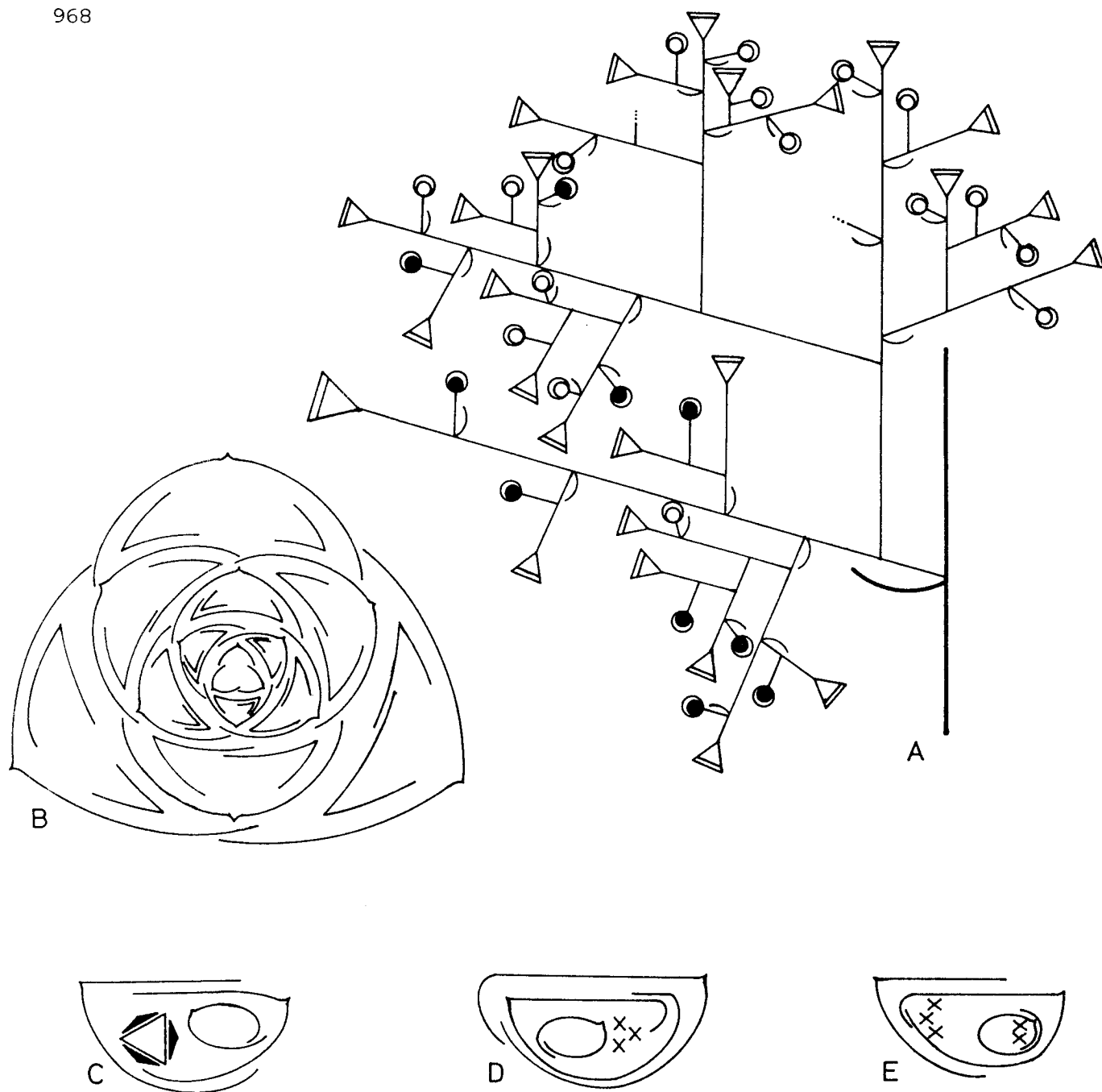


FIG. 8.14.5

*Coleochloa abyssinica* (A. Rich.) Gilg —A: deelbloemgestel, zijzicht (tandem-vertakking getekend als profylvertakking). —B: terminale 2sl aar, bovenzicht (van de aartjes is slechts het complex profyl getekend). —C-E: laterale aartjes, bovenzicht (zonder hun complex profyl). (A-E: Froment 642, BR).

### 14.3. Coleochloa Gilly

---

#### 1. Taxonomie

Type: Coleochloa abyssinica (Hochst. ex A. Rich.) Gilly

Hier geldt dezelfde opmerking als bij Afrotrilepis: reeds sinds vorige eeuw gekende soorten met nochtans heel bijzondere en niet moeilijk waarneembare kenmerken, die toch pas laat als een natuurlijke eenheid worden erkend (GILLY 1943: 12). Zoals blijkt uit tabel 8.14.2 zijn deze soorten vaak niet onderscheiden van Afrotrilepis of werden ze zelfs met de Zuidamerikaanse soorten erbij in een verzamelgenus Trilepis s.l. geplaatst.

Een oudere naam voor dit genus is Eriospora Hochst. ex A. Rich., maar deze werd door GILLY (l.c.) expliciet vervangen omwille van de prioritaire naam Eriospora Berkel. & Broome (Fungi). De prioriteit staat evenwel niet vast, vermits de preciese publikatiedatum van RICHARD (1850) niet is bekend (STAFLEU & COWAN 1983: 763).

#### 2. Gegevens per soort

##### 1) Coleochloa abyssinica (Hochst. ex A. Rich.) Gilly

A. Bloemgestel: (FIG. 8.14.5)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteeën vertonen een gesloten bladschede.
- De zijassen vertakken volgens een gemengd TVP-NVP, de profyllen zijn alle afwezig.
- Aan het uiteinde van de zijtakjes bevinden zich de compacte NVP aren, die hier 2sl zijn, met de m aartjes onderaan en de vr aartjes bovenaan.

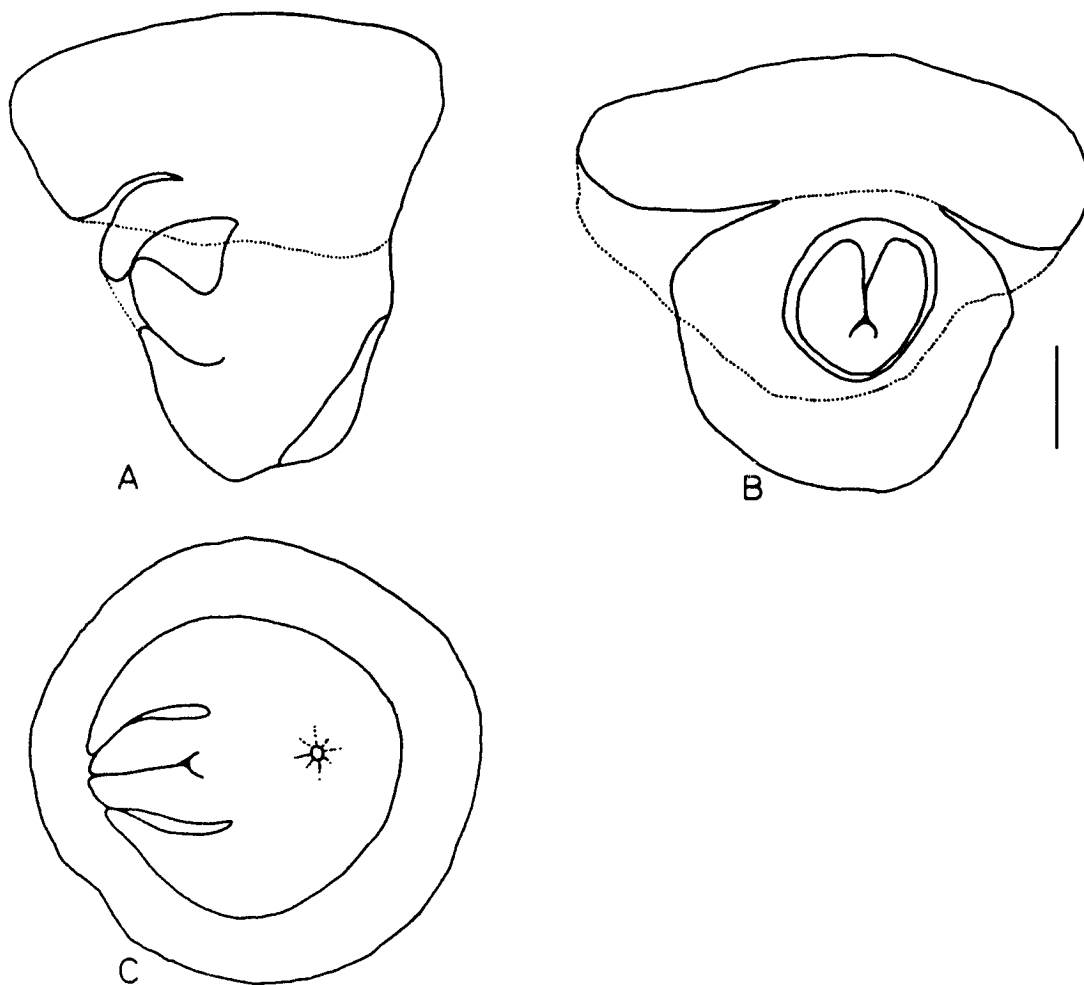


FIG. 8.14.6

*Coleochloa abyssinica* (A. Rich.) Gilly -A: embryo, sagittaal. -B: id., frontaal. -C: id., basaal. (A-C: Froment 642, BR).



- De eenslachtige aartjes bestaan uit een complex profyl met 2 kafjes, verder uit 3 goed ontwikkelde glumae, met in de oksel van de laagste gluma een vr of een m bloemetje, of in de oksel van de laagste twee elk een m of een vr bloemetje.
- Een m bloemetje bestaat uit 2-3 meeldraden.
- Een vr bloemetje bestaat uit een trimeer gynoecium, aan de basis omgeven t.h.v. de zijden door drie glumellae: korte kafjes met lang gewimperde rand.

Besluit: Trilepis-type.

B. Embryo: (GOETGHEBEUR 1981a: fig. 19) (FIG. 8.14.6)

- Het kotyl is dik, schotelvormig verbreed, vaak asymmetrisch ontwikkeld; het koleoptiel heeft een bijzonder sterke kam.
- De omtrek is breed omgekeerd driehoekig met een insnoering onder de kotylrand.
- Sagittaal: - b1 is goed en b2 weinig ontwikkeld, lateraal;  
- wk is breed, schuin lateraal gelegen.
- Frontaal: - ks is ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Trilepis-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 163, sub Eriospora).
- CHERMEZON (1933a, sub Eriospora).
- METCALFE (1971: 166-171, fig. 24 A-C).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Drummond & Hemsley 2758, Tanzanië (K)
- D. Froment 642, Zaïre (BR)
- P. Goetghebeur 5054, Kameroen (GENT)
- Lisowski, Malaisse & Symoens 9722, Zaïre (BR)

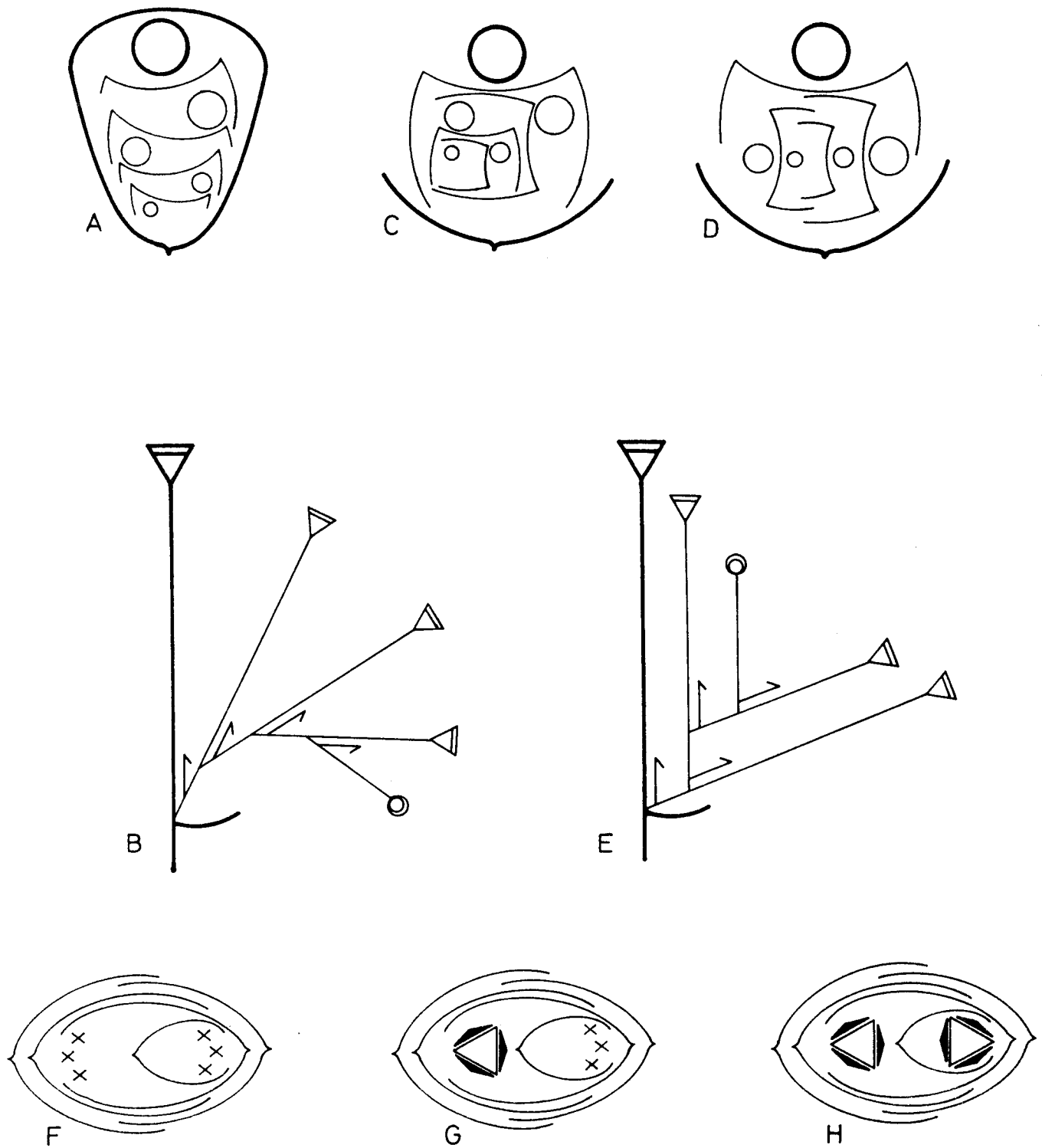


FIG. 8.14.7

*Coleochloa setifera* (Ridl.) Gilly -A: deelbloemgestel met tandemvertakking, bovenzicht. -B: id., zijzicht. -C-E: rekonstruktie als een profylvertakking. -F-H: laterale aartjes, bovenzicht. (A-H: Rammeloo 4787, GENT).

2) Coleochloa setifera (Ridl.) Gilly

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.14.7)

- Zoals bij C. abyssinica, maar de 2sl aren bezitten hier onderaan m aartjes, in het midden 2sl en bovenaan vr; een 2sl aartje heeft in de oksel van de laagste twee glumae een m en een vr bloemetje; de haren van de gewimperde glumellae zijn vrij dik, stevig en met opgerichte stekeltjes bezet.

Besluit: Trilepis-type.

## B. Embryo: geen vruchtjes met rijp zaad voorhanden.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 163, sub Eriospora).
- CHERMEZON (1933a & 1937: 270, sub Eriospora).
- METCALFE (1971: 166-171, fig. 24 K-M).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- W.J. Eggeling 6389, Tanzanië (K)
- S. Lisowski 419, Zaïre (BR)
- F. Malaisse 12322, ibid. (GENT)
- E. Milne-Redhead & P. Taylor 8594, Tanzanië (EA)
- J. Rammeloo 4787, Rwanda (GENT)
- L. Vesey-Fitzgerald 2294, Zambia (K)

## 3. Bespreking

Embryovorm, bloeistructuur en bepaalde aspecten van de vegetatieve morfologie (GILLY 1943: 6-7; RAYNAL 1963: 253-255, pl. 2) tonen overduidelijk aan dat ook dit genus moet worden aangesloten bij de Trilepideae.

Coleochloa is makkelijk af te grenzen van haar verwanten, vnl. door de opvallend grasachtige morfologie van de bladeren (distich ingeplant, open schede, aanwezigheid van een haartjesligula); verder bezitten de soorten konstant 2sl aren.

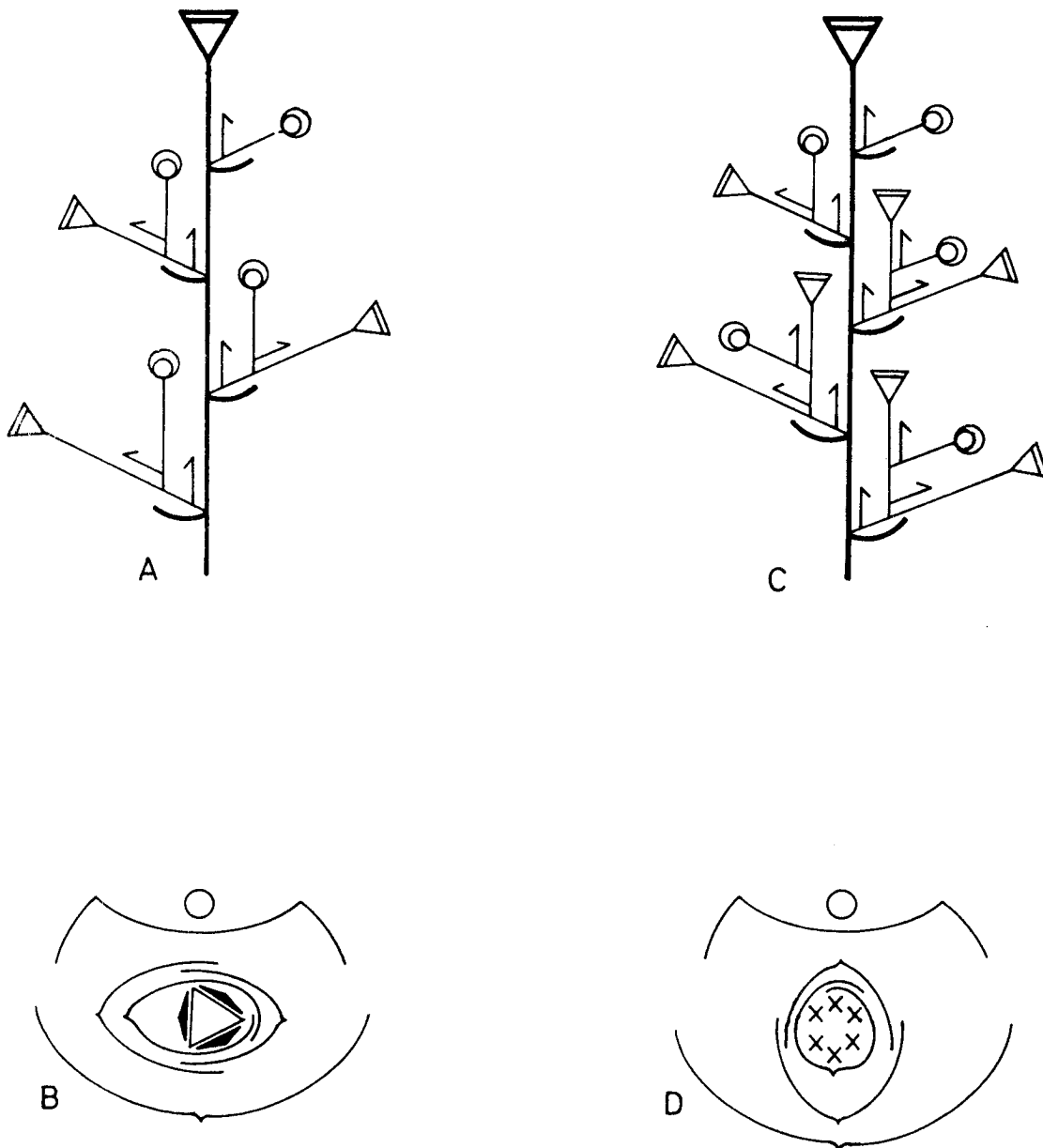


FIG. 8.14.8

*Microdracoides squamosus* Hua -A: vr deelbloemgestel, zijzicht. -B: lateraal vr aartje, bovenzicht. -C: m deelbloemgestel, zijzicht. -D: lateraal m aartje, bovenzicht. (A-B: Leeuwenberg 5735, WAG; C-D: Leeuwenberg 5451, WAG).

#### 14.4. Microdracoides Hua

---

##### 1. Taxonomie

Type: Microdracoides squamosus Hua

Met enige jaren verschil hebben een Franse (HUA 1906) en een Duitse auteur (ENGLER 1910) uit een toenmalige Franse (Frans Guinea) en een Duitse kolonie (Kameroen) eenzelfde taxon beschreven resp. als M. squamosus Hua en Schoenodendron buecheri Engler (corr. voor Scirpodendron buecheri Engler), zoals door CHERMEZON (1933b: 90) werd opgemerkt.

De pseudodendroïde habitus heeft er wellicht voor gezorgd dat dit monospecifieke genus zich al gauw een stevige reputatie van curiosum heeft weten op te bouwen.

De affiniteiten met de Trilepideae zijn blijkbaar nooit in vraag gesteld.

##### 2. Gegevens per soort

###### 1) Microdracoides squamosus Hua

###### A. Bloemgestel: (FIG. 8.14.8)(\*A)

- De planten zijn volledig eenslachtig.
- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteeae hebben een gesloten bladschede.
- De zijassen zijn vertakt volgens een gemengd TVP-NVP, met goed ontwikkelde profyllen.
- Het uiteinde van elk zijtakje draagt een dichte NVP aar, opgebouwd uit een groot aantal kleine aartjes.
- Een aartje bestaat uit een goed ontwikkeld, enkelvoudig profyl en 3 goed ontwikkelde glumae, waarvan ofwel de laagste een vr bloemetje draagt, ofwel de laagste twee elk een m bloemetje.

- Een m bloemetje bestaat uit 3 meeldraden.
- Een vr bloemetje bestaat uit een trimeer gynoecium, aan de voet t.h.v. de zijden omgeven door 3 glumellae: korte schubjes met lang gewimperde rand.

Besluit: Trilepis-type.

B. Embryo: geen vruchtjes met rijp zaad voorhanden.

C. Vegetatieve anatomie:

- ENGLER & KRAUSE (1911).
- PFEIFFER (1927a: 157-158, sub Schoenodendron).
- CHERMEZON (1933b: 91-94, fig. 1-2).
- KOYAMA (1965: 256).
- METCALFE (1971: 389-391, fig. 53 F, H-I).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- J. Breteler 2989, Kameroen (K), vr
- P. Goetghebeur 4895, ibid. (GENT), m
- P. Goetghebeur 4896, ibid. (GENT), vr
- A. Leeuwenberg 5451, ibid. (WAG), m
- A. Leeuwenberg 5735, ibid. (K, WAG), vr
- R. Letouzey 11328, ibid. (K), vr
- T.D. Maitland s.n., 1931, ibid. (WAG), vr

### 3. Aanvullende gegevens

A. Bloemgestel:

- RAYNAL (1974b: 341) heeft de structuur van deze plant besproken bij het maken van een vergelijking met enkele Costularia-soorten, die qua stengelstructuur bijzonder goed op Microdracoides lijken. Bij alle Costularia echter staat het bloemgestel terminaal op de stengel (soms pseudolateraal door sympodiale stengelgroei), hier echter werkelijk lateraal, vermits aan de basis van de bloeistengel een adaxiaal profyl is aangetroffen.
- CHERMEZON (1933b: 96, fig. 3) ziet voor de geveerde glumellae geen bepaalde functie bij de dispersie, omdat ze naar zijn waarnemingen steeds tegen het vruchtje aangedrukt blijven. RAYNAL (1974b: 356) wijst erop dat dit inderdaad vaak zo lijkt, bij onrijp materiaal, maar dat

de glumellae zich bij rijpe vruchtjes duidelijk open-spreiden en wel degelijk functioneel zijn tijdens de dispersie. Met opgekookt en daarna weer uitdrogend herbariummateriaal, ook bij onrijpe vruchtjes, kreeg ik gelijken resultaten.

B. Embryo: —

C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1933b) wijst erop dat de anatomie van de caudex en de bloeistengel aantoont dat deze delen overeenkomen met resp. het rizoom en de bovengrondse stengel van de meeste andere Cyperaceae, wat uit de organisatie van de plant wel te verwachten valt. RAYNAL (1974b: 341) geeft een bijzonder heldere beschrijving van de caudexstructuur.

#### 4. Bespreking

Ondanks het hard te betreuren ontbreken van de belangrijke embryografische gegevens kan toch gesteld worden dat de natuurlijke plaats van Microdracoides bij de Trilepideae moet worden gezocht, o.a. op grond van anatomische, bloeimorfologische en vegetatief morfologische kenmerken.

Deze opvallende plant onderscheidt zich van de andere genera door de uitgesproken pseudodendroïde habitus, de dioecie en een aantal vegetatieve kenmerken. Bij ontstentenis van jonge exemplaren bij het studiemateriaal en van literatuurgegevens hieromtrent, kan weinig met zekerheid worden gezegd over de eventuele aanwezigheid van een ligula of contraligula; de scheide zou wel gesloten zijn (CHERMEZON 1933b: 94), de lamina wordt na een tijdje afgestoten, zoals bij Coleochloa, en op de plaats waar bij dit laatste genus een haartjes-ligula kan worden geobserveerd, is bij Microdracoides een weinig uitgesproken ijl indumentum van opwaarts aangedrukte haartjes aanwezig.

CHERMEZON (1933b) komt tot het besluit dat Microdracoides zonder twijfel een zeer oud en geïsoleerd taxon is; hij baseert zich hierbij op de afwijkende morfologie, de taxonomisch geïsoleerde positie en het zeer disjunkte areaal. Maar reeds RAYNAL (1974b: 341) heeft aangetoond dat deze argumenten op eenvoudige wijze kunnen worden ontkracht en dat de hoge graad van specialisatie (de struikvormige habitus, dioecie) integendeel eerder wijst naar een recent en hoog geëvolueerd taxon op het einde van een fylogenetische lijn, en duidelijk verwant met Afrotrilepis. Op onafhankelijke wijze is een gelijken habitus ontstaan in taxonomisch niet direkt verwante genera als Bulbostylis en Costularia.

Tabel 8.15.1 : Een vergelijking van de Sclerioideae-tribus

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Cryptangieae</u></b>	<b><u>Trilepideae</u></b>	<b><u>Sclerieae</u></b>	<b><u>Bisboeckeleereae</u></b>
<i>Bloemgesteltype</i>	Lagenocarpus	Trilepis	Scleria	Diplacrum
<i>Geslacht</i>				
- <i>plant</i>	1-2-slachtig	1-2-slachtig	2-slachtig	2-slachtig
- <i>aartje</i>	1-slachtig	1-2-slachtig	1-2-slachtig	1-slachtig
<i>Aartjesprofiel</i>	enkelvoudig	complex (enkelv.)	enkelvoudig	enkelvoudig
<i>Glumastand</i>	spiralig (distich)	distich	distich	spiralig / distich
<i>Glumellae</i>	+ ( - )	+	-	-
<i>Cupula</i>	-	-	+	+ / -
<i>Embryo</i>				
- <i>type</i>	Carex	Trilepis	Fimbristylis (Schoenus)	Carex, Schoenus, Fimbristylis
- <i>differentiatie</i>	- / ±	++	++	± / +
<i>Blad</i>				
- <i>ligula</i>	-	+ / -	-	-
- <i>conraligula</i>	+	+ / -	+	-
<i>Areal</i>				
- <i>Amerika</i>	+	+	+	++
- <i>Afrika</i>	-	++	+	+
- <i>Azië</i>	-	-	+	+



## 15. Sclerieae Kunth ex Fenzl

---

### 1. Overzicht der genera

1. Scleria Berg.: (200) tropen en subtropen.
- 1b. Acriulus C.B. Clarke: (1) Centraalafr. Rep., Angola,  
N. Zambesia, Madag.

### 2. Sleutel tot de genera

- 1A. Habitus en makrobloemgestel veelvormig; aartjes 1- of 2-slachtig, met enkele (spiro-)distiche glumae; bloemetjes altijd 1-slachtig, alle lateraal (soms schijnbaar terminaal); vr bloemetje een trimeer gynoecium met niet geartikuleerde, noch gedifferentieerde stijlbasis, aan de voet omgeven door een discus (= cupula = hypogynium) die vaak drie lobben vertoont, elk t.h.v. een vruchtrib ....  
..... Scleria

### 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

In de Sclerieae s.l. werden heel vaak samen met Scleria een aantal andere tribus ingesloten, zoals 1) Bisboeckelereae (FENZL 1836: 112; CHERMEZON 1937: 246-272; KOYAMA 1969b: 225; HOOPER 1973: 868; KERN 1974: 452), 2) Bisboeckelereae én Cryptangieae (NEES 1834a: 302-304; NEES 1842: 158-196), 3) Bisboeckelereae, Cryptangieae én Trilepideae (CLARKE 1908a: 131-136; KOYAMA 1961: 77) en 4) soms zelfs nog meer (o.a. KUNTH 1837: 339-367; STEUDEL 1855: 167-182).

De gelijkenis van de Sclerieae s.s. met de Cryptangieae en Trilepideae wordt ook hier niet ontkend; deze tribus bezitten nl. een bepaald aantal gemeenschappelijke kenmerken (zie Cryptangieae- en Trilepideae-bespreking). Maar door onze vrij eng gehouden tribusopvatting zijn we ertoe gekomen om dit complex in drie eenheden op te splitsen, vnl. gebaseerd op de belangrijke verschillen in embryobouw, maar die voor elke tribus

met bepaalde andere kenmerken gekorreleerd bleken! Bisboeckele-reae daarentegen lijken ons niet zo nauw verwant met de Sclerie-ae, waartoe ze nochtans vaak worden gerekend, hoofdzakelijk op grond van gelijkende vruchtjesbouw; deze zaak wordt nader uitgewerkt bij de bespreking van eerstgenoemde tribus.

Kort worden hier nog even de verschillen met de verwante tribus Cryptangieae (8.13.) en Trilepideae (8.14.) samengevat. Een meer uitvoerige discussie is te vinden bij de bespreking van deze twee tribus (tabel 8.15.1).

- 1) Tegenover beide onderscheiden de Sclerieae zich door het embryotype, de vruchtbouw, en de ligging van de hypogyniumlobben (die wellicht niet homoloog zijn met de perianthdelen bij de andere tribus);
- 2) tegenover de Cryptangieae door de meestal (sub)androgynе aartjes, de (sub)distiche glumae, de ev. aanwezige hypodermis zonder fibreuse strengen, en
- 3) tegenover de Trilepideae door het bloemgesteltype zonder gesteelde, kompakte NVP aren, en het enkelvoudig aartjesprofyl.

Een van de belangrijke geschilpunten i.v.m. deze tribus wordt, of misschien werd, veroorzaakt door de onzekerheid omtrent de precieze stand van het vr bloemetje in de vr en 2sl aartjes. Bij een eerste, oppervlakkige waarneming komt onvermijdelijk de neiging op om het vruchtje als terminaal op de aartjesas te beschouwen, maar de ervaring met pseudoterminalе bloemetjes bij bvb. Cariceae doet de noodzaak gevoelen om nauwkeurig naar rudimentaire glumae en rachillatop of profyllen te zoeken.

In de vr aartjes hebben we dergelijke rudimenten zo ongeveer konstant en in een welbepaalde positie aangetroffen, vaak zelfs niet eens heel slecht ontwikkeld. De 2sl aartjes zouden volgens de adepten van de terminale positie van het vr bloemetje (MORA 1960: 323-326; KERN 1961: 141-142; KOYAMA 1969b: 201-207; SMITH & FAULKNER 1976: 76) eigenlijk sympodiaal zijn opgebouwd: een hoofdas afgesloten door dit bloemetje en in de oksel van de bractea hieronder een laterale as (mét profyl!) die verder een aartje draagt. Deze zienswijze staat of valt met de aanwezigheid van bractea en profyl; de door ons en andere onderzoekers (GOEBEL 1888: 133-134; HOLM 1898: 48-50; PIÉRTART 1953: 5; KOYAMA 1961: 48-50; RAYNAL 1963: 263-264 & 1964: pl. 1D, pl. 2D; HAINES 1967: 63; EITEN 1976a: 95) uitgevoerde analyses van 2sl aartjes hebben uitgewezen dat alle glumae boven de gluma die het vr bloemetje axilleert, een m bloemetje dragen, bijgevolg kan er hier onmogelijk sprake zijn van een bractea, een profyl of een lateraal m aartje. Bepaalde auteurs beweren deze bractea en profyl toch te hebben gevonden, maar

dan komen we niet te weten bij welke soorten of specimens en ontbreekt de bewijzende figuur (KERN 1961: 141-142), ofwel gaat het om een duidelijke "bijwerking" van een eerder gepubliceerde figuur waarmee de andere hypotese werd gedemonstreerd: uit een vergelijking van KOYAMA (1961: fig. 3C) met KOYAMA (1969b: fig. 4) blijkt dat op de "herwerkte" versie een heel klein profyl aan de basis van het "m aartje" is bijgevoegd en dat het vruchtje duidelijk meer rechtop d.w.z. terminaal is getekend. Tevens mogen we hierbij opmerken dat hiermee de hypotese van terminaliteit helemaal niet gediend is, vermits dit kleine profyl en de eerste gluma van dit "m aartje" gesuperponeerd worden getekend, een onmogelijke situatie! Verder is bij dit goed ontwikkelde laterale "m aartje" het profyl veel en veel kleiner dan bij een gereduceerd lateraal "m aartje" (KOYAMA 1969b: fig. 4, 8), wat evenmin erg aannemelijk is.

Andere argumenten maken deze hypotese nog meer onwaarschijnlijk. RAYNAL (1963: 264) heeft bij S. pergracilis Kunth een androgyn aartje met twee vr bloemetjes aangetroffen, wat de terminale plaatsing voor de bovenste alleen bijzonder twijfelachtig, zoniet onmogelijk maakt, quod erat demonstrandum. Ook EITEN (1976a: 97-98) vermeldt bijkomende obstrukties, afgeleid uit de bloemgestelstructuur en geslachtsverdeling, maar haar argumenten zijn eigenlijk niet helemaal sluitend.

Nu de konfiguratie van de 2sl aartjes ondubbelzinnig is bepaald, worden het belang en de betekenis van de rudimenten aan de top van de vr aartjes duidelijk: die staan precies op de manier zoals ze zouden moeten staan om een gereduceerd m deel van het aartje voor te stellen; overgangsvormen, nl. subandrogyne aartjes, worden min of meer frekwent bij een groot aantal soorten waargenomen (ROBINSON 1966: t. 1). De androgyne en de vrouwelijke aartjes verschillen dus niet principieel in structuur, alleen de relatieve ontwikkeling van het m deel maakt het onderscheid mogelijk.

De exacte plaats van het vr bloemetje kan misschien nog even worden verduidelijkt, gezien bvb. HOLM (1898: 48-50) hierover blijkbaar een verkeerd beeld de wereld heeft ingestuurd. Uit een vergelijking van vr en 2sl aartjes van Scleria pauciflora Muhl. kwam naar voren dat het vruchtje in het eerste geval door de bovenste gluma (de derde) zou worden gedragen, in het tweede geval door de tweede, vermits het derde reeds een m bloemetje axilleerde. De konklusie ligt voor de hand, dat HOLM toen geen inzicht had in de konstante ruimtelijke verhouding van het vruchtje t.o.v. zijn axillerende gluma, nl. één van de drie ribben naar de middennerf en de overstaande vlakke zijde naar de hoofdas gekeerd. Hoogstwaarschijnlijk was in de onderzochte vr aartjes nog wel een rudimentaire vierde gluma aanwezig waardoor in elk geval de verkondigde stelling onhoudbaar zou zijn.

Bij deze eenslachtige bloemetjes is voor zover mij bekend nooit melding gemaakt van een zelfs nog maar onvolkomen aanwezigheid van het andere geslacht, waardoor deze tribus in lijn komt met o.a. Cryptangieae en Cariceae. De enige structuur die als rudimentaire aanduiding van het andere geslacht in aanmerking zou kunnen komen is wat gynofoor (KERN 1961: 150; HAINES 1967: 635), hypogynium (ROBINSON 1966: 488), perigynium, discus (HOLM 1898: 47) of cupula (KOYAMA 1965: 259) wordt genoemd. In die gevallen waar ze goed is ontwikkeld, vertoont ze drie min of meer uitgesproken lobben, elk ter hoogte van een vruchtrib; deze plaatsing komt merkwaardig mooi overeen met die van de drie knobbeltjes die bij Uncinia (KUKKONEN 1967b: 94, fig. 1-2) en Cymophyllus (zie aldaar) zijn aangetroffen. Mogelijkerwijs zijn deze structuren te homologiseren met eenzelfde aantal monandra van bvb. de Hypolytreae, hoewel door de vérgaande reductie weinig of geen valabele argumenten hiervoor kunnen worden gevonden; GOEBEL (1888: 134) en MEEUSE (1975b: 297-298) beschouwen deze bloemetjes als oorspronkelijk eenslachtig, wat mij niet erg aannemelijk lijkt, gezien de duidelijke affiniteiten van de Sclerieae met de rhynchosporoïde en mapanioïde groepen.

### 15.1. Scleria Bergius

---

#### 1. Taxonomie

Lectotype: S. flagellum-nigrorum Bergius (BRITTON 1907: 17)

Dit genus werd beschreven met twee soorten, de vermelde en S. mitis. De aangegeven lectotypifikatie wordt meestal gevolgd, niet echter bij PHILLIPS (1951: 158) die de andere soort aanwijst, om niet gepreciseerde redens. Nochtans is S. flagellum-nigrorum te verkiezen als lectotype, omdat de auteur zelf bij de naamvorming van het genus had gewezen op de hardheid (Scleria) van de straffen die werden toegediend aan zwarte slaven: zweepslagen met de stengels en bladeren van deze zeer ruwe soort (flagellum-nigrorum).

Zoals wordt opgemerkt door o.a. KERN (1961: 140) en ROBINSON (1966: 487) bestaat er een duidelijke behoefte aan een wereldwijde revisie van dit pantropisch genus: vermits het areaal van een relatief belangrijk aantal soorten zich over 2 of meer continenten uitstrekt, kunnen regionale en zelfs kontinentale studies geen definitieve resultaten opleveren.

Hoewel een soort uit dit genus al in 1707 door Sloane is beschreven en andere soorten reeds geruime tijd "ten nutte" werden gemaakt (als zwepen voor negerslaven...) duikt de naam Scleria slechts veel later op, wanneer Bergius in 1765 de soorten S. flagellum-nigrorum en S. mitis beschrijft. Geleidelijk aan werden de andere Scleria-soorten uit hun vreemde omgeving (in Scirpus, Schoenus, etc.) gelicht en in het passende "milieu" overgeplaatst.

Eerst NEES (1834a & 1842) heeft gepoogd om binnen deze entiteit natuurlijke groepen te onderscheiden en heeft zo 9 genera opgericht, waarvan enkele ook nu nog vaak niet als taxon zijn verlaten, zij het dan op niveau van sectio of subgenus. Hiervan vermelden we Hypoporum dat ruwweg de soorten met een klein of onduidelijk hypogynium omvat, Hymenolytrum de soorten met een bepaalde, luxuriante habitus, Ophryoscleria die met een gecilieerde hypogynium-rand en een bepaalde vegetatieve groei-vorm, en tenslotte Schizolepis met soorten waarvan de hypogyniumrand fijn verdeeld tot grof gezaagd kan zijn. Een meer uitvoerige historiek hieromtrent kan worden aangetroffen bij o.a. CHERMEZON (1929a: 554-556), CORE (1936: 1-5), NELMES (1955: 415-416), CORE (1965: 54-56).



Andere namen, minder frekwent in hergebruik, zijn Diaphora Loureiro, Cylindropus Nees, Chondrolomia Nees, Macrolomia Schrad. ex Nees, Mastigoscleria Nees, Trachylomia Nees en Diploscyphus Liebm.: alle zijn monotypische genera en hun soorten zijn typisch Scleria. Enkel Omoscleria Nees is met meer soorten (2!) gepubliceerd, maar door het insluiten -als eerste soort!- van Scleria flagellum Sw. (= S. flagellum-nigrorum Berg.) valt dit genus samen met Scleria s.s.!

Tenslotte vermelden we nog even het genus Catagyna P. Beauv. ex Lestib., waarvan de identiteit gedurende 160 jaar mysterieus is gebleven, maar door het terugvinden van holotypemateriaal eindelijk kon worden vastgesteld, waardoor nu blijkt dat voor dit taxon Scleria anomala (Steud.) J. Rayn. de korrekte naam is geworden (RAYNAL 1977a).

Twee andere taxa die vaak in Scleria zijn opgenomen worden hier als genus erkend en bovendien in een ander tribus geplaatst, nl. Becquerelia en Diplacrum, die beide van Scleria verschillen door hun bijzondere bloemgestelstructuur en een minder gedifferentieerd en verschillend gevormd embryotype. Meer hierover wordt aangehaald bij de bespreking van Bisboeckelerae, in het bijzonder sub Becquerelia en Diplacrum.

## 2. Gegevens per soort

In dit deel zullen een aantal soorten exemplarisch worden besproken, eerder dan sectiones of subgenera in hun geheel, en dit om diverse redenen: vooreerst is de afbakening van deze taxa helemaal niet gekonsolideerd en verder zijn niet alle sectiones homogeen naar habitus, bloemgestel of embryovorm. Vermeldenswaard is de mening van KERN (1961: 149) dat: "...the interrelationships of the ... species are so very complicated that it seems impossible to trace a rectilinear development..."

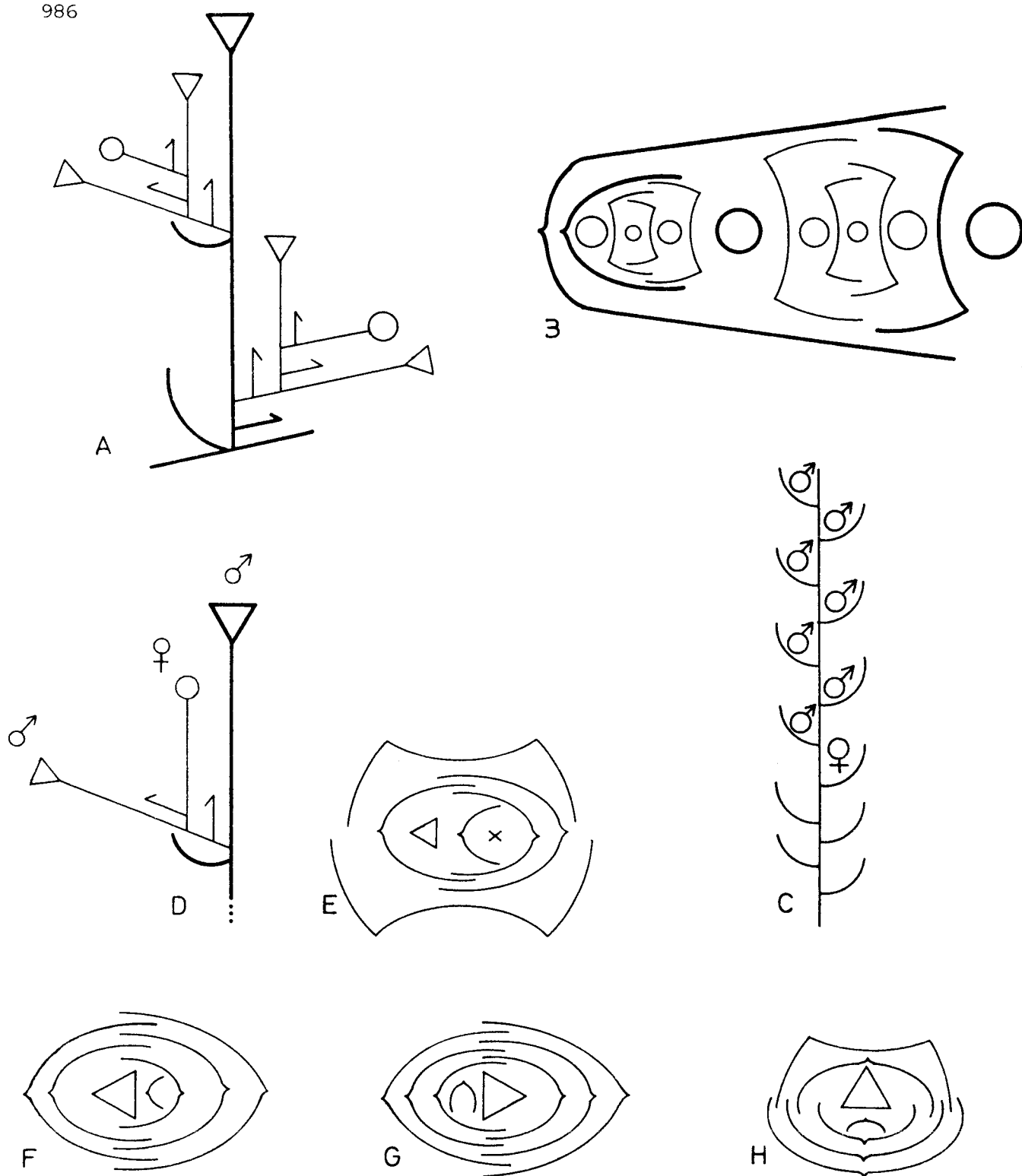


FIG. 8.15.1

*Scleria bulbifera* A. Rich. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: id., bovenzicht. -C: 2sl aartje, zijzicht. (A-C: Van der Veken 9661, GENT).

*S. lithosperma* (L.) Sw. -D: deelbloemgestel, zijzicht. -E: subandrogyne aartje, bovenzicht (D-E: de Wilde 8937, GENT).

*S. racemosa* Poir. -F-G: vr aartjes, bovenzicht. (F-G: Lewalle 5616, GENT).

*S. verrucosa* Willd. -H: vr aartje. (H: Leeuwenberg 6759, WAG).



1) Scleria bulbifera Hochst. ex A. Rich.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.15.1)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; deze bracteae dragen elk een korte as met dicht, gemengd NVP en PVP, de bovenste alleen PVP; profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld.
- De aartjes zijn alle 2sl.
- Het 2sl aartje bestaat uit een 11-tal glumae, waarvan de onderste 4 leeg zijn, de 5e een vr bloemetje axilleert en de hogere elk een m bloemetje dragen; het vr bloemetje staat op een korte, niet gelobde discus.

Besluit: Scleria-type.

## B. Embryo: niet bestudeerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1937: 246).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal

- M. Reekmans 5978, Burundi (GENT)
- M. Reekmans 6830, ibid. (GENT)
- P. Van der Veken 9661, Zaïre (GENT)

2. Scleria foliosa A. Rich.

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij S. bulbifera, maar de aartjes zijn strikt eenslachtig; ze zijn niet afzonderlijk verdeeld langs de hoofdas: de vr aartjes staan op de assen van hogere orde en op de hoogste assen van lagere orde, de m aartjes terminaal op de hoofdas en op de lagere assen van lage orde.

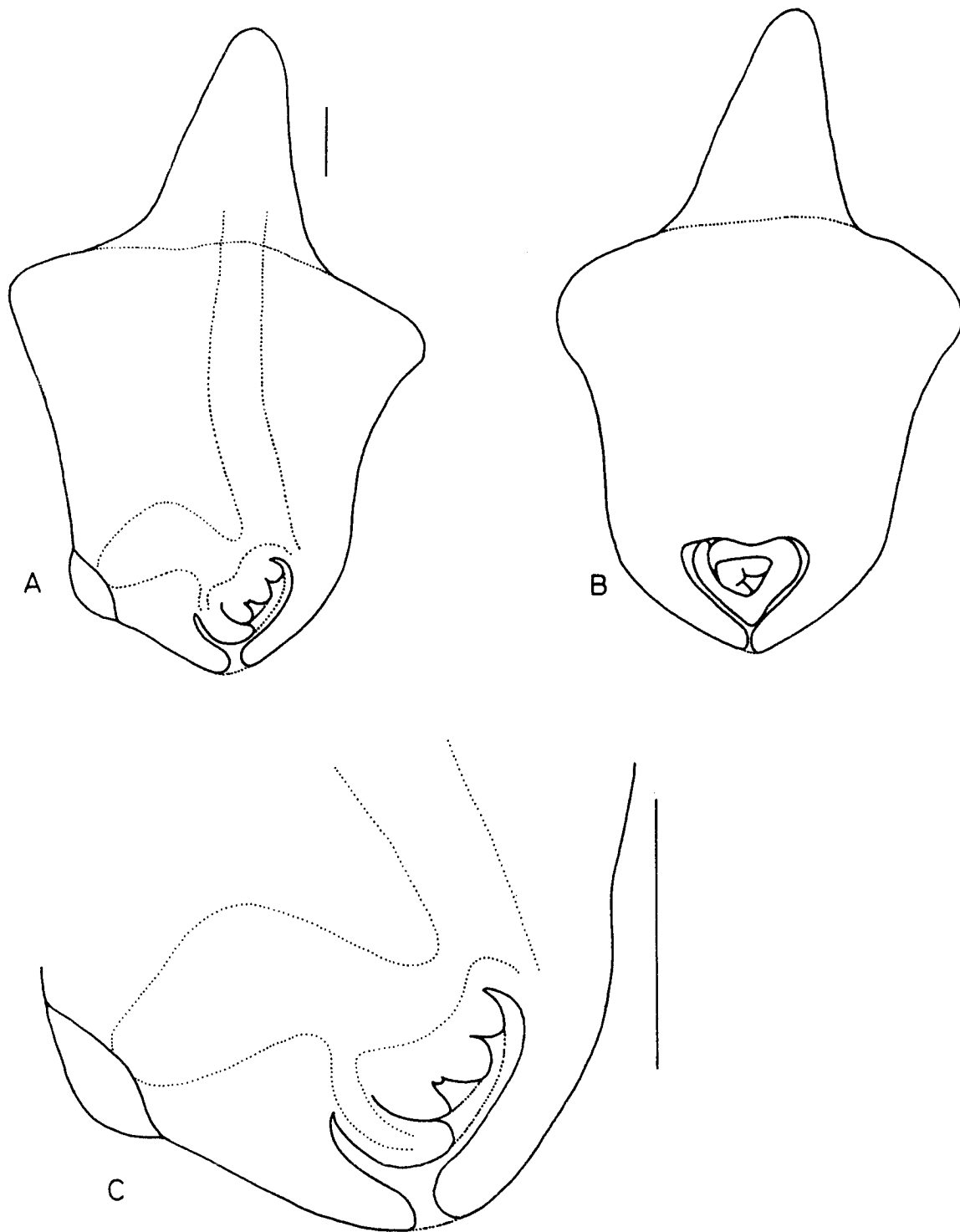


FIG. 8.15.2

*Scleria foliosa* A. Rich. -A: embryo, sagittaal. -B: id., frontaal. -C: id., sagittaal, detail. (A-C: naar VAN BERGEN 1977: fig. 97).

- Het vr aartje bestaat uit 3 distiche, goed ontwikkelde glumae met het vruchtje in de oksel van de tweede gluma; tussen de vlakke zijde van het vruchtje en de derde gluma is vaak nog een gereduceerde vierde gluma aanwezig; de discus is goed ontwikkeld en 3-lobbig t.h.v. de ribben.

Besluit: Scleria-type.

B. Embryo: (VAN BERGEN 1977: 127-128, fig. 97; MEERT & GOET-GHEBEUR 1979: fig. 26-28) (FIG. 8.15.2)

- Algemene omtrek min of meer rhombisch.
- Kotelrand sterk verbreed en van hieruit versmallend naar boven toe als een kegel met ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 bijzonder goed ontwikkeld, met bladschede, b2 eveneens goed ontwikkeld, b3 weinig ontwikkeld, schuin lateraal;
  - wk goed ontwikkeld, half ingezonken, schuin lateraal.
- Frontaal: - ks basaal gericht, loodrecht op b1, spleetvormig.

Besluit: Fimbristylis-type, bijzonder goed gedifferentieerd, met Schoenus-trekjes.

C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 492, 500).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- S.B. Boaler 632, Kenya (BR)
- M. Reekmans 4794, Burundi (GENT)

3) Scleria lithosperma (L.) Sw.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.15.1)

- Zoals bij S. bulbifera, maar meer open, pluimvormig en minder rijk vertakt.

Besluit: Scleria-type.

## B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 17, fig. 32)

- Algemene omtrek is zowat afgerond rhombisch.
- Sagittaal: - b1 goed ontwikkeld, b2 eveneens, schuin lateraal, bijna basaal gelegen;
  - wk goed ontwikkeld, half ingezonken, iets schuin lateraal.
- Frontaal: - ks basaal, loodrecht op b1, spleetvormig.

Besluit: Fimbristylis-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1937: 253).
- KOYAMA (1967a: 54, fig. 15).
- GOVINDARAJALU (1975b: 614-622, pl. 8, pl. 10).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- L.J. Brass 29374, Nieuw-Guinea (L)
- W. de Wilde c.s. 8937, Ethiopië (GENT)
- Ramos B.S. 32750, Filippijnen (L)

4) Scleria microcarpa Nees ex Kunth

## A. Bloemgestel:

- Zoals bij S. foliosa, maar helemaal open, pluimvormig.
- Een vr aartje is opgebouwd uit 3-4 goed ontwikkelde, distiche glumae, waarvan de voorlaatste het vr bloemetje draagt; soms is nog een supplementaire, sterk gereduceerde gluma aanwezig tussen de bovenste gluma en de dorsale vlakke zijde van het vruchtje; de discus is zeer goed en breed ontwikkeld, met gecilieerde bovenrand.

Besluit: Scleria-type.

## B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 21, fig. 27)

- Algemene omtrek breed afgerond obtrullaat met bij het kotyl ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 bijzonder goed ontwikkeld, met bladschede, b2 eveneens goed ontwikkeld, b3 weinig ontwikkeld, bijna basaal;
  - wk goed ontwikkeld, half ingezonken, iets schuin lateraal.
- Frontaal: - ks basaal, loodrecht op b1, spleetvormig.

Besluit: Fimbristylis-type, bijzonder goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1926a: 348-351, fig. 4-5).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- S.G. Harrison 1250, Brits Guyana (K)
- J.G. Wessels Boer 1164, Suriname (GENT)

5) Scleria racemosa Poir.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.15.1)

- Zoals bij S. microcarpa, maar het vr deel is echter meer beperkt: de vr aartjes worden slechts aangetroffen op enkele assen van de hoogste orde, de rest draagt m aartjes.
- Een vr aartje bestaat uit 5-6 normale glumae, distich maar loodrecht op de profyl-gluma; de voorlaatste draagt het vr bloemetje; tussen de hoogste gluma en de vlakke zijde van het vruchtje wordt vaak een sterk gereduceerde gluma waargenomen.

Besluit: Scleria-type.

## B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 20-21, fig. 31)

- Algemene omtrek afgerond obtrullaat met ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 bijzonder goed ontwikkeld, met bladschede, b2 eveneens goed ontwikkeld, b3 weinig gedifferentieerd, bijna basaal;
  - wk goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks basaal, loodrecht op b1, spleetvormig.

Besluit: Fimbristylis-type, bijzonder goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1926a: 346 & 1937: 265).
- METCALFE (1971: 494, 501, fig. 63F).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J. Lewalle 5616, Burundi (GENT)
- M. Reekmans 5749, ibid. (GENT)

6) Scleria verrucosa Willd.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.15.1)

- Zoals bij S. racemosa, maar het vr aartje bestaat uit drie goed ontwikkelde glumae, distich met de profyl-gluma; de tweede gluma axilleert het vr bloemetje; tussen de derde gluma en de vlakke dorsale zijde van het vruchtje wordt vaak een rudimentaire vierde gluma aangetroffen.

Besluit: Scleria-type.

## B. Embryo: niet bestudeerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 496-498, 503).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J. Leeuwenberg 6759, Ivoorkust (GENT)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel: (\*A)

- KOYAMA (1969b: 201-207) probeert de terminaliteit van het vr bloemetje te bewijzen a.h.v. waarnemingen bij de wat hij noemt "nauwe verwant" Becquerelia (die inderdaad geregeld in Scleria is opgenomen). Daarmee maakt hij m.i. een kapitale fout: Becquerelia bezit inderdaad wellicht terminale vr bloemetjes, maar daarin verschilt dit genus precies zeer duidelijk van Scleria, en daardoor ook komt Becquerelia in een andere tribus, Bisboeckelereae terecht.
- RAYNAL (1964: 148-150, pl. 1) beschreef een nieuwe soort, S. guineensis met een afwijkend vruchttype: vruchtwand dun, fragiel, overlangs gegroefd, met lang blijvende en zeer papilleuse stijltakken. Toch behoort deze soort zonder twijfel in Scleria, omwille van het bloemgestel, de aartjesbouw, het 3-lobbig hypogynium.

## B. Embryo: —

## C. Vegetatieve anatomie: —

## 4. Bespreking

Door de structuur van het bloemgestel, de distichie van de glumae in de aartjes, de frekwente (sub)androgynie en het bijzonder goed ontwikkelde embryo verschilt dit genus -dat helemaal alleen de tribus Sclerieae vormt- duidelijk van de verwante tribus Cryptangieae en Trilepideae.

Uit de overvloed aan beschrijvingen van bloemgestellen en bloemetjes bij CORE (1936), PIERART (1953), KERN (1961), ROBINSON (1966), HAINES & LYE (1983: 327-360), etc. -waarvan hier een sterk gelimiteerde selectie soorten zijn aangehaald- blijkt duidelijk dat "eenheid in veelheid" troef is bij Scleria. (\*A)

Habitueel zijn er enorme verschillen waar te nemen in dit genus (KERN 1963: 41), hoewel de bloemgestellen structureel tot één enkel basistype kunnen worden herleid, waarbij de dominantie van diverse onderdelen tot de divergente verschijningsvormen aanleiding geeft; terloops wijzen we op enige onnauwkeurigheden die in de diagrammen van KERN (1961: fig. 1-2) zijn geslopen: daar zien we nl. gesuperponeerde profyllen en bracteae, foutief geplaatste zijtakken, etc. wellicht te wijten aan een onvolledig inzicht in de structuur van het cyperoïde bloemgestel.

Inzake het geslacht van de aartjes, dat op het eerste gezicht diskontinu zou kunnen variëren, blijkt dat ook hier scherpe grenzen onbestaand zijn: tussen androgyne aartjes en eenslachtige aartjes zijn semofyletische overgangsvormen bekend, zoals de subandrogyne aartjes van S. lithosperma e.a.m. (PIERART 1953: 63); deze geleidelijke overgang wordt ook heel mooi geïllustreerd door een overzichtstabel bij ROBINSON (1966: 489).

Embryografisch lijkt Scleria vrij homogeen, hoewel van de reeds in dit opzicht bestudeerde taxa twee soorten een enigszins afwijkende vorm vertonen, nl. S. flagellum Sw. en S. lithosperma (L.) Sw. (VAN DER LINDEN 1971: 17-23, fig. 22, 34). Zoals voor nog andere genera het geval is, moet hier eveneens een -nog niet uitgevoerde- gedetailleerde studie van zoveel mogelijk soorten uitwijzen of deze variaties een bepaalde taxonomische waarde kunnen bezitten, bvb. op sectio- of subgenus-niveau, en dit zou kunnen gelden voor o.a. Hypoporum, Ophryoscleria,...



## 15.1b. Acriulus Ridl.

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: A. madagascariensis Ridl. (KERN 1963: 41, 44).

Een goed overzicht van de historiek van dit genus vindt men bij KERN (1963: 41-43), vanaf de oprichting door RIDLEY (1883: 336-337), gebaseerd op twee nieuwe soorten, A. madagascariensis en A. greigiifolius. KERN is het er om te doen de verschillen met Scleria s.s. door RIDLEY aangehaald te ontkrachten, en daar is hij goed in geslaagd. Reeds voor KERN (1963), door KERN zelf en ook nu nog wordt Acriulus bijna altijd in Scleria opgenomen.

CHERMEZON (1937: 4, 266) is een van de zeldzame auteurs die Acriulus gescheiden houdt van Scleria, op grond van een foutieve interpretatie van de aartjesbouw. Volgens deze auteur zou het vr bloemetje zich terminaal op de aartjesas bevinden, zonder resten van m of steriele glumae erboven. In de bespreking van de gegevens wordt aangetoond dat het vr bloemetje wél lateraal in de oksel van een gluma staat, zoals we dat kennen van bij Scleria.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Acriulus madagascariensis Ridl.

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.15.3)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; deze bracteae met gesloten bladschede dragen een gemengd NVP-PVP; profyllen zijn alle aanwezig en goed ontwikkeld.
- De aartjes zijn strikt eenslachtig, maar niet afzonderlijk verdeeld langs de hoofdas: de schaarse vr aartjes vinden we op de hoogste tak van een aantal PVP, het vr deel van het bloemgestel is bijgevolg zeer sterk teruggedrongen.

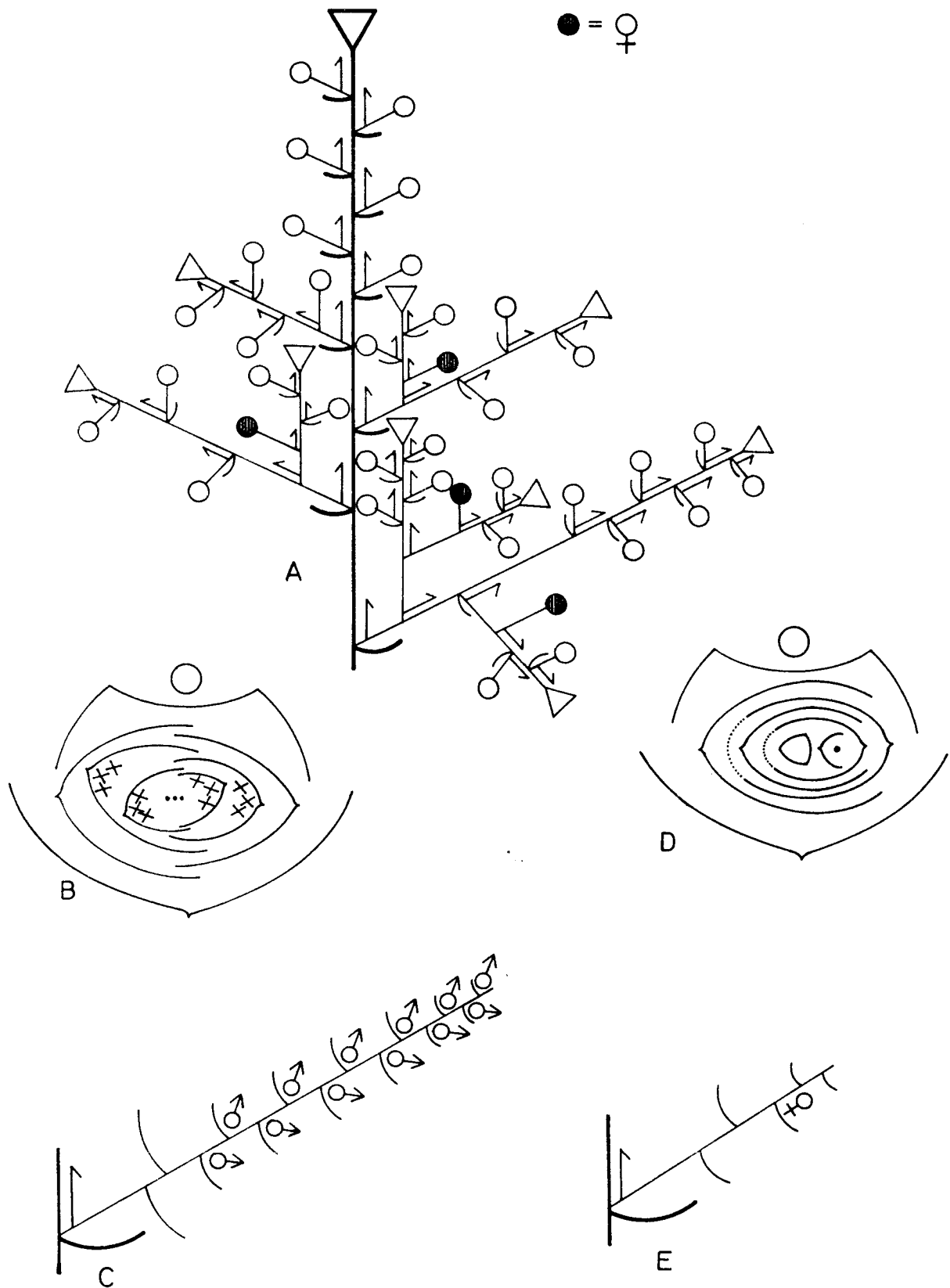


FIG. 8.15.3

*Acriulus madagascariensis* Ridl. —A: bloemgestel, zijzicht. —B: m aartje, bovenzicht. —C: id., zijzicht. —D: vr aartje, bovenzicht. —E: id., zijzicht. (A: Le Testu 4088, BR; B-E: Richards 1786, K).

- Het m aartje bestaat uit een vrij groot aantal distich geplaatste glumae, loodrecht op het profyl; de onderste twee zijn leeg en ook verschillend in textuur en kleiner, de andere dragen elk drie meeldraden.
- Het vr aartje is opgebouwd uit 3-4 distiche glumae, eveneens loodrecht op het profyl; de voorlaatste draagt het vr bloemetje; tussen de hoogste normaal ontwikkelde gluma en het vruchtje wordt vaak een supplementaire gereduceerde gluma waargenomen; aan de basis is het vruchtje omgeven door een bijzondere discus (zie Aanvullende gegevens).

Besluit: Scleria-type.

B. Embryo: (FIG. 8.15.3)

- De omtrek is breed trullaat, met ingebogen flanken van het kotyl met extreem lage kotylrand.
- Sagittaal: - b1 vrij goed ontwikkeld, b2 weinig ontwikkeld, bijna basaal;
  - wk goed ontwikkeld, half ingezonken, schuin lateraal, min of meer op een bult gelegen.
- Frontaal: - ks basaal, loodrecht op b1, spleetvormig.

Besluit: Fimbristylis-type, vrij goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 157).
- CHERMEZON (1937: 266).
- METCALFE (1971: 66-69, fig. 9 A-H).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- G. Le Testu 4088, Centraalafr. Rep. (BR)
- E. Milne-Redhead & P. Taylor 8468, Tanzanië (K)
- H.M. Richards 1786, Zambia (K)
- M. da Silva 3360, Angola (BR)

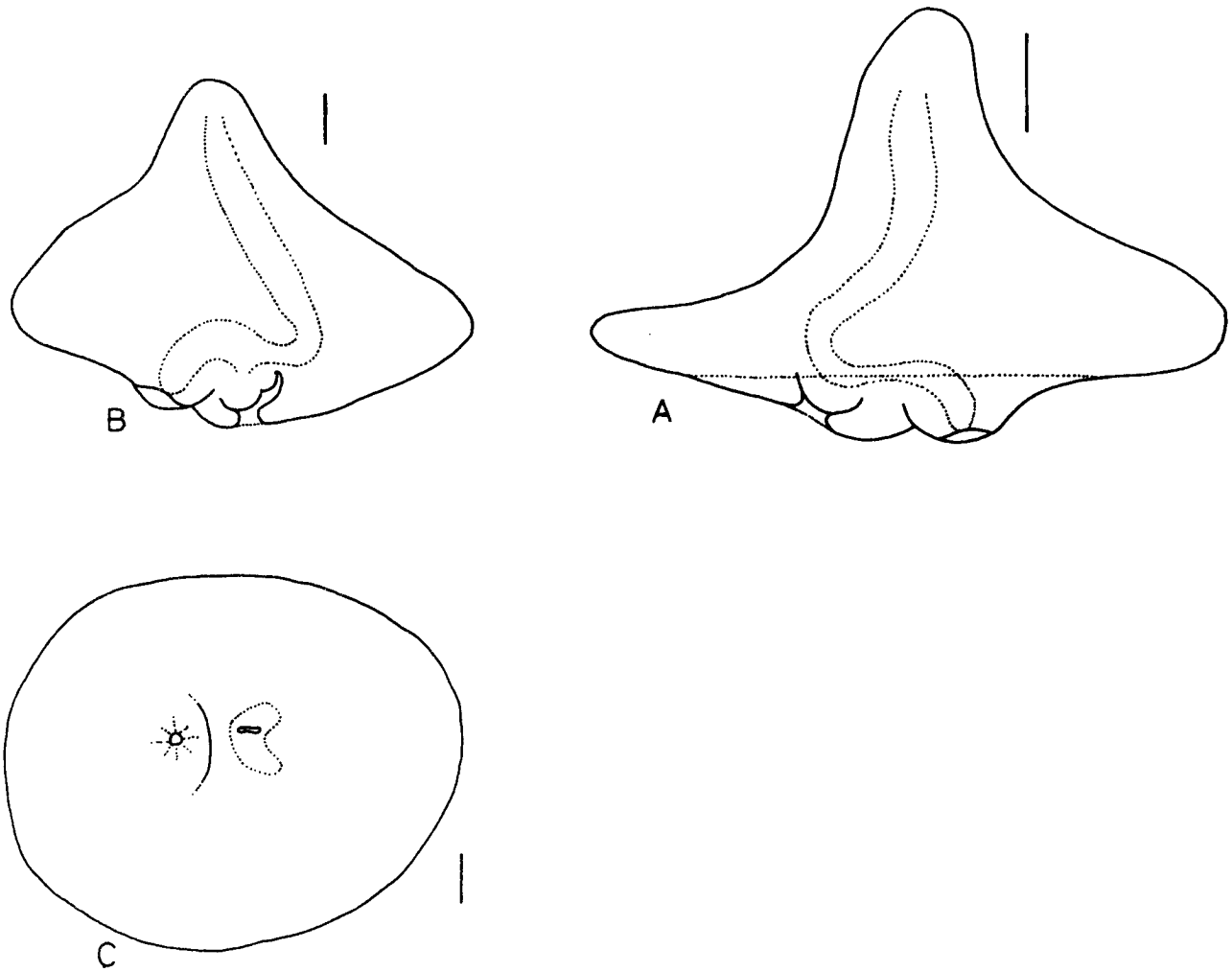


FIG. 8.15.4

Acriulus madagascariensis Ridl. -A-B: embryo, sagittaal. -C: id., basaal. (A-C: Milne-Redhead & Taylor 8468, K).

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- De discus aan de basis van het vruchtje wordt door KERN (1963: 42, fig. 1) beschreven en afgebeeld als "very well developed, reflexed, collar-shaped". Het lijkt erop dat inderdaad de rand boven de verdikte basis is omgeslagen, en de basis zelf scheurt a.h.w. los in twee lagen, met verdroging van het tussenliggende weefsel. De steel zelf en ook het vruchtje zijn niet gelijkzijdig driekantig, maar uitgesproken afgeplat, met een zeer korte zijde.

#### B. Embryo:

- De opmerkelijke vorm van dit embryo met zijn zeer lage kotylrand en zeer kort basisdeel is zonder twijfel zeer afwijkend binnen de bestudeerde Scleria-soorten. Struktureel gezien komt het echter volledig overeen met wat nu bij Scleria bekend is; de hier genoteerde afwijking is aan secundaire groeiverschillen toe te schrijven, daarom lijken ze mij geen afzondering als genus te vereisen.

#### C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 61) vermeldt lichtjes radiaal gerangschikt mesofyl voor het blad van Acriulus. Nadere studie en bevestiging gewenst!

### 4. Bespreking

De argumenten door RIDLEY (1883: 336) gebruikt om Acriulus generisch te onderscheiden van Scleria, gaan, zoals KERN (1963: 41-43) heeft aangetoond, niet op. Ook de als terminaal beschouwde vr bloemetjes (CHERMEZON 1937: 266) zijn als kenmerk niet geldig, aangezien hier duidelijk is vastgesteld dat zoals bij alle Scleria-soorten een gluma -hier gereduceerd en steriel- wordt waargenomen boven de gluma die het vr bloemetje axilleert. Daarenboven wijst KERN (l.c.) er terecht op dat Acriulus dichter bij Scleria poaeformis Retz. staat, dan bvb. sectio Ophryoscleria (Nees) C.B. Clarke bij sectio Scleria.

Anderzijds wijst METCALFE (1971: 69) op de weliswaar sclerioïde anatomie, maar met duidelijke individuele trekjes, en embryografisch bevindt deze soort zich aan de rand van de variatiebreedte bij Scleria.

Daarom is besloten om Acriulus in Scleria op te nemen als sectio Acriulus (Ridl.) C.B. Clarke ex Haines & Lye.

Tabel 8.16.1 : Een vergelijking van de Bisboeckelerae-genera

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Becquerelia</u></b>	<b><u>Diplacrum</u></b>	<b><u>Bisboeckelera</u></b>	<b><u>Calyptracarya</u></b>
<i>Bolle cellen bij de</i>				
- <i>centrale costa</i>	adaxiaal, +	adaxiaal, +	adaxiaal, ±	adaxiaal, +
- <i>laterale costa</i>	abaxiaal, -	abaxiaal, +	abaxiaal	abaxiaal
<i>Positie m aartje</i>	lateraal	lateraal of terminaal	lateraal	lateraal of terminaal
<i>Aantal m aartjes per</i> <i>(potentieel) 2sl aar</i>	3 - 5	1 - 2	2 (- 3)	3
<i>Lege glumae</i> <i>onder het vruchtje</i>				
- <i>bovenste vergroeid</i>	-	-	+	+
- <i>aantal</i>	7 - 11	2	1	1
<i>Stijltakken</i>	3	3	3	2
<i>Embryotype</i>	Schoenus	Fimbristylis	Carex	Carex

# 16. Bisboeckelereae Pax ex L. Eiten

---

## 1. Overzicht der genera

1. Becquerelia Brongn.: (5) trop. C- en Z-Am., vooral SE. Braz.
2. Diplacrum R.Br.: (7) pantropisch
3. Bisboeckelera O. Kuntze: (4) N. Z-Am.
4. Calyptrocarya Nees: (6) trop. C- en Z-Am.

## 2. Sleutel tot de genera (tabel 8.16.1)

- 1A. Vruchtje los of zeer nauw aansluitend omhuld door een volledig vergroeide gluma; niet vergroeide kafjes rond deze structuur niet leeg ..... 2
- B. Vruchtje omhuld door 2 of meer niet vergroeide, lege glumae ..... 3
- 2A. Vergroeide gluma stevig, los omhullend; vruchtje driekantig ..... Bisboeckelera
- B. Vergroeide gluma teer en dun, zeer nauw tegen het vruchtje aanliggend; vruchtje (dik) lensvormig ..... Calyptrocarya
- 3A. Lege glumae onder het vruchtje 7-11 ..... Becquerelia
- B. Lege glumae onder het vruchtje 2 ..... Diplacrum

### 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

Vooraleer we tot de bespreking overgaan, dient gesteld dat deze tribus bij de besluitvorming van deze studie een zeer ernstig probleem betekende, veroorzaakt door de ongewone bloeistrukturen die bepaald niet met zekerheid in een of andere zin kunnen worden geïnterpreteerd.

De meeste cyperologen rekenden deze genera tot de Sclerieae s.l., en niet zelden werden een of meer genera ervan zelfs in Scleria opgenomen (LESTIBOUDOIS 1819: 21; NEES 1834a: 304; FENZL 1836: 112, KUNTH 1837: 360-365; NEES 1842: 190-196; STEUDEL 1854: 181; BÖCKELER 1874: 429-435; BENTHAM 1878: 427 & 1883: 1038; BAILLON 1894: 368-369; CLARKE 1908a: 134-135; CHERMEZON 1937: 268; KOYAMA 1961: 77; HOOPER 1973: 868; KERN 1974: 749-751). Daarbij hebben ze zich laten leiden door de niet te ontkennen gelijkenissen in vruchtbouw en algemene habituele kenmerken, hoewel deze naar mijn oordeel niet als beslissende argumenten kunnen worden aangewend.

Over de aartjesbouw hebben deze auteurs zich niet altijd duidelijk uitgesproken, maar sommigen zien de vr bloemetjes lateraal, geaxilleerd door de gluma net onder het (ev. aanwezige) m deel van het aartje; anderen beweren dat dit bloemetje een as afsluit die een lateraal m aartje kan dragen, m.a.w. dit vr bloemetje bevindt zich terminaal t.o.v. het m aartje.

Slechts zelden is gewezen op de belangrijke verschillen in aartjesstruktuur, eerst door GOEBEL (1888: 132-138) en pas recent dan weer door HOLTUM (1948: 537), EITEN (1976a: 93-98, fig. 14-18) en MEERT & GOETGHEBEUR (1979: 137-141, fig. 23-25). In deze vier studies is de waarschijnlijke (of mogelijke?) terminale positie van de vr bloemetjes verdedigd, waardoor deze vier genera zich fameus onderscheiden van de algemeen nauw verwant geachte Sclerieae. Eigenlijk zijn geen positieve argumenten voor die terminaliteit gevonden; alleen de welbekende tekenen van lateraliteit (cf. Scleria, Lagenocarpus, Oreobolus) ontbreken hier totaal. Wat verder wordt uitvoerig op deze problematiek ingegaan.

Vroeger heb ik reeds gepoogd om een verklaring te bieden voor de vreemde bloeistrukturen in deze tribus. Op dat ogenblik was mijn mening over de Hypolytreae-aartjes gedeeltelijk anders dan nu, en door het verband dat toen met die tribus werd gelegd zijn enige foutieve interpretaties die bewuste studie binnengeslopen (MEERT & GOETGHEBEUR 1979), zoals uit de volgende tekst zal blijken.

Vooreerst enkele beschouwingen over de **mannelijke** strukturen. Die zijn hier opgebouwd uit een klein aantal kafjes, min of meer distich geplaatst, die elk een meeldraad axilleren; een laterale m struktuur wordt geaxilleerd door een kafje en ad-



axiaal als eerste kafje op deze zijas bevindt zich een tweekielig kafje. In MEERT & GOETGHEBEUR (1979: 137) was dit geïnterpreteerd als een m bloemetje, homoloog met een mapanioïd bloemetje, met een profylachtige glumella aan de basis en enkele glumellae elk met een meromonandriale meeldraad. Sindsdien is mijn opinie over de bewuste laterale kafjes bij de Mapanioideae gewijzigd, het bestaan van profylloïde glumellae wordt nu ontkend. Bijgevolg, en ook door het eerder glumoïde uitzicht van de kafjes die de meeldraad axilleren, ben ik nu van mening dat deze structuren een m aartje voorstellen; bij Becquerelia zijn alleen laterale m aartjes aangetroffen, bij de andere genera late-rale en terminale.

Dan gaan we over naar de vrouwelijke bloeistructuren, die in deze taxonomische omgeving een breekpunt vormen. Het vr bloemetje bestaat uit 1 gynoecium (dimeer in Calyptrrocarya, trimeer bij de andere genera), dat wordt omgeven door een van genus tot genus wisselend aantal lege kafjes. Bij Bisboeckelera en Calyptrrocarya zijn deze omhullende kafjes vergroeid en wel zo innig, dat het oorspronkelijk aantal niet of nauwelijks meer kan worden vermoed; bij Diplacrum staan er 2 en bij Becquerelia 7-11 lege kafjes rond het vruchtje. Deze structuur (vruchtje + lege kafjes) zullen we hier voortaan het vr aartje noemen. Om nu de positie van het vr bloemetje in dit aartje te bepalen, staan enkele techniekjes tot onze beschikking. Eigenlijk gaat het om redeneeroefeningen, waarbij a.h.v. waarnemingen enige hypoteses worden bevestigd of verworpen.

Eerste hypotese: dit bloemetje bevindt zich terminaal op de as van het aartje. Daar is slechts één manier om dit -structureel morfologisch- te affirmeren, nl. als de glumae die het vruchtje omhullen elk een eigen (ev. gereduceerde) zijas zouden axilleren. Dit is hier duidelijk niet het geval, het positief argument voor terminaliteit ontbreekt dus, jammer.

Alternatieve hypotese: dit bloemetje bevindt zich lateraal op de as van het aartje. Ook hier is slechts één structureel-morfologische bevestiging mogelijk, nl. de aanwezigheid van de astop- en andere resten in de oksel van de glumae boven de gluma die geacht wordt het vruchtje te axilleren (waarvoor de ligging van de vruchtribben een belangrijke indicatie vormt); als de bovenste gluma het vruchtje zou axilleren, dan moet zich tussen de adaxiale zijde van het vruchtje en de lagere gluma nog een sterk gereduceerde gluma met omhulde astop bevinden (zoals bij Scleria, Lagenocarpus, Oreobolus is waargenomen). Dergelijke rudimenten ontbreken hier totaal, het positief argument voor lateraliteit ontbreekt dus, jammer.

Een duidelijke oplossing is er (nog) niet. Sommige auteurs hebben de vr aartjes van Bisboeckelera (zie aldaar) vergeleken met die van Carex, begrijpelijkerwijze, omdat in beide gevallen het vruchtje min of meer los omhuld wordt door een omhulsel, ontstaan uit de vergroeiing van 1 (of meer?) kafjes. Bij

Carex is de situatie onderhand duidelijk geworden: het vruchtje, of beter het vr bloemetje wordt geaxilleerd door een profyl ("utriculus") = de eerste gluma van een aartje, dat zelf geaxilleerd wordt door een bractea van een aar.

Bij Bisboeckelera echter is deze verklaring ondenkbaar, en moet worden gezocht naar een vergroeiing van 1 of meer gewone glumae. Bij deze soorten merken we uitwendig op de "utriculus" 3 of 5 opvallende nerven, waarvan 1 zware, bestekelde nerf duidelijker is dan de andere; ook de schuin afgeknotte opening heeft zijn top t.h.v. die sterke nerf: twee aanwijzingen dat slechts een enkele gluma een rol speelt bij de omhulling. Bij Calyptracarya is deze "utriculus" zeer dun en teer en vaak geheel nerfloos: vrijwel alle sporen van zijn origine zijn uitgewist, alleen is soms nog een onduidelijke nerf merkbaar, en ook de schuine toprand is dan zoals bij het vorige genus.

Om de positie van het vrouwelijk bloemetje t.o.v. de omringende glumae te bepalen, kunnen we ook hulp verwachten van de stand van de ribben t.o.v. de eventuele axillerende gluma, wel te verstaan bij driekantige vruchtjes. Nu blijkt

- 1) dat bij Becquerelia het trimeer vruchtje vrijwel rolrond is op doorsnede, en dus de stand niet met zekerheid kan worden bepaald;
- 2) dat bij Diplacrum steeds 1 rib naar de laagste van de twee omhullende lege glumae is gericht, en dus de tegenoverstaande vlakke zijde naar de hoogste: dit is precies de stand van een vruchtje geaxilleerd door de laagste gluma; in tegenstelling tot wat we gezien hebben bij Scleria e.a. is hier echter absoluut geen spoor van een rudimentaire aartjestop of van een gereduceerde supplementaire gluma merkbaar...
- 3) dat bij Bisboeckelera de reeds beschreven sterke, bestekelde nerf van de omhullende gluma zich precies boven een van de drie vruchtribben bevindt, een positie opnieuw konform met een geaxilleerde toestand;
- 4) dat bij Calyptracarya het vruchtje dorsiventraal (?) lensvormig is en de omhullende gluma (quasi) nerfloos is; bijgevolg kunnen we hier weinig afleiden inzake stand van het vruchtje t.o.v. de gluma.

Samenvattend kan hier worden gesteld dat enkele aanwijzingen bestaan om een laterale positie voor het vr bloemetje als mogelijk te beschouwen. Het blijven wel slechts aanwijzingen omdat -zoals reeds aangetoond- het belangrijkste, ondubbelzinnige en overtuigende argument afwezig blijft: geen enkele auteur heeft tot nu toe rachillarudimenten of een gereduceerde gluma tegen de rug van het vruchtje kunnen aantonen.

Misschien kunnen ontogenetische studies een nieuw en beslissend argument aanbrengen, maar ik vrees dat ook in de vroegste stadia de te zoeken rudimentaire organen amper of niet meer waarneembaar zullen zijn. Er is mij één ontogenetische studie van Diplacrum bekend (GOEBEL 1888: 132-138, fig. 21-29), en daarin schrijft deze auteur: "In der Achsel der obersten (Spelze, P.G.) ist das Rudiment eines Achselsprosses nicht selten noch nachweisbar"; dit gegeven is inderdaad vaag te zien op zijn fig. 24. Hoewel deze waarneming een bevestiging kan gebruiken, lijkt ze me toch interessant. GOEBEL (1888: 136) leidt hieruit af dat het vr bloemetje bij Diplacrum terminaal is, maar daarbij ziet hij een mogelijke axillaire positie in het voorlaatste over het hoofd: daar is geen asrudiment aanwezig. Ook de positie van de vruchtribben wijst naar een geaxilleerde stand in de oksel van de voorlaatste gluma. Indien het bewijsmateriaal hier niet zo vaag was, dan zouden we de tweede hypothese als bewezen kunnen beschouwen. Om deze belangrijke beslissing te nemen, zijn bijkomende en bevestigende waarnemingen een absolute vereiste. In het licht, of beter: in het duister van deze twijfel kan ik me hier niet definitief uitspreken over de structurele positie van het vr bloemetje.

Gesteld dat dit vr bloemetje inderdaad lateraal staat, geaxilleerd door een gluma (wat nog moet worden aangetoond!), welke verschillen met de Sclerieae kunnen we dan nog noteren?

- 1) De aartjes zijn hier altijd strikt eenslachtig, maar wat meer is, de m aartjes bevinden zich in principe lateraal op een vertakte as, met een terminaal vr aartje. Bij de Sclerieae zijn de aartjes vaak (sub)androgyn, en worden alle vertakte assen in principe afgesloten door een m of 2sl aartje.
- 2) Bij de Sclerieae zijn altijd rudimenten van een astop of een gluma aanwijsbaar terminaal in het aartje, waardoor de lateraliteit van het vr bloemetje kan worden bewezen. Hier zijn dergelijke aanwijzingen nog niet duidelijk aangetoond.
- 3) Hier zijn de embryo's eerder klein, en van het Carex-, Schoenus- of Fimbristylis-type, met slechts b1 ontwikkeld, dit in scherp contrast tot de Sclerieae waar de embryo's zeer groot zijn, tot het Fimbristylis-type behoren, met zeer goed gedifferentieerd b1, b2 en vaak reeds met een aantoonbaar b3.
- 4) Tenslotte zijn deze genera ook anatomisch opmerkelijk verschillend van de andere genera binnen de Cryptangieae s.l.: "if Becquerelia, Bisboeckelera and Calyptrocarya are removed from this tribe, the remaining genera constitute a much more homogeneous group" (METCALFE 1969: 786). Ook op andere plaatsen wordt gewezen op onderlinge anatomische gelijkenissen, bvb. over Bisboeckelera: "a similarity to Diplacrum... seems particularly noteworthy" (METCALFE 1971: 89).



## 16.1. Becquerelia Brongn.

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: Becquerelia cymosa Brongn. (KUNTH 1837: 361)

BRONGNIART (1833: 420) baseerde zijn nieuw genus op 2 nieuwe soorten, B. cymosa en B. glomerata. KUNTH (1837: 361) zorgde voor een impliciete lectotypifikatie door B. glomerata uit te sluiten en als een Calyptrocarya te beschouwen, evenwel zonder de nieuwe combinatie te maken.

Niet zelden wordt de typesoort als Scleria cymosa (Brongn.) Böck. geciteerd en het genus dus in de Sclerieae ondergebracht (o.a. BÖCKELER 1874: 593; CLARKE 1908a: 134; KOYAMA 1961: 77), wellicht omwille van het gelijkende vruchtje (groot, rond, hard, glimmend).

In een recente revisie van dit neotropische genus maakt KOYAMA (1967b: 25-26) gebruik van enige opvallende habituele verschillen om de 5 soorten over twee subgenera te verdelen:

- 1) subgenus Becquerelia, met dikke, veelknopige stengels die langer zijn dan de bladeren; de basale bladeren zonder bladsteelachtige versmalling;
- 2) subgenus Discolores Koyama, met slanke, armknopige stengels, die korter zijn dan de bladeren; de basale bladeren met bladsteelachtige, driekantige versmalling; als type is B. discolor Kunth gekozen.

Van geen van beide soorten die het tweede subgenus konstitueren, was materiaal beschikbaar, slechts voor het typische subgenus beschikken we over een aantal gegevens.

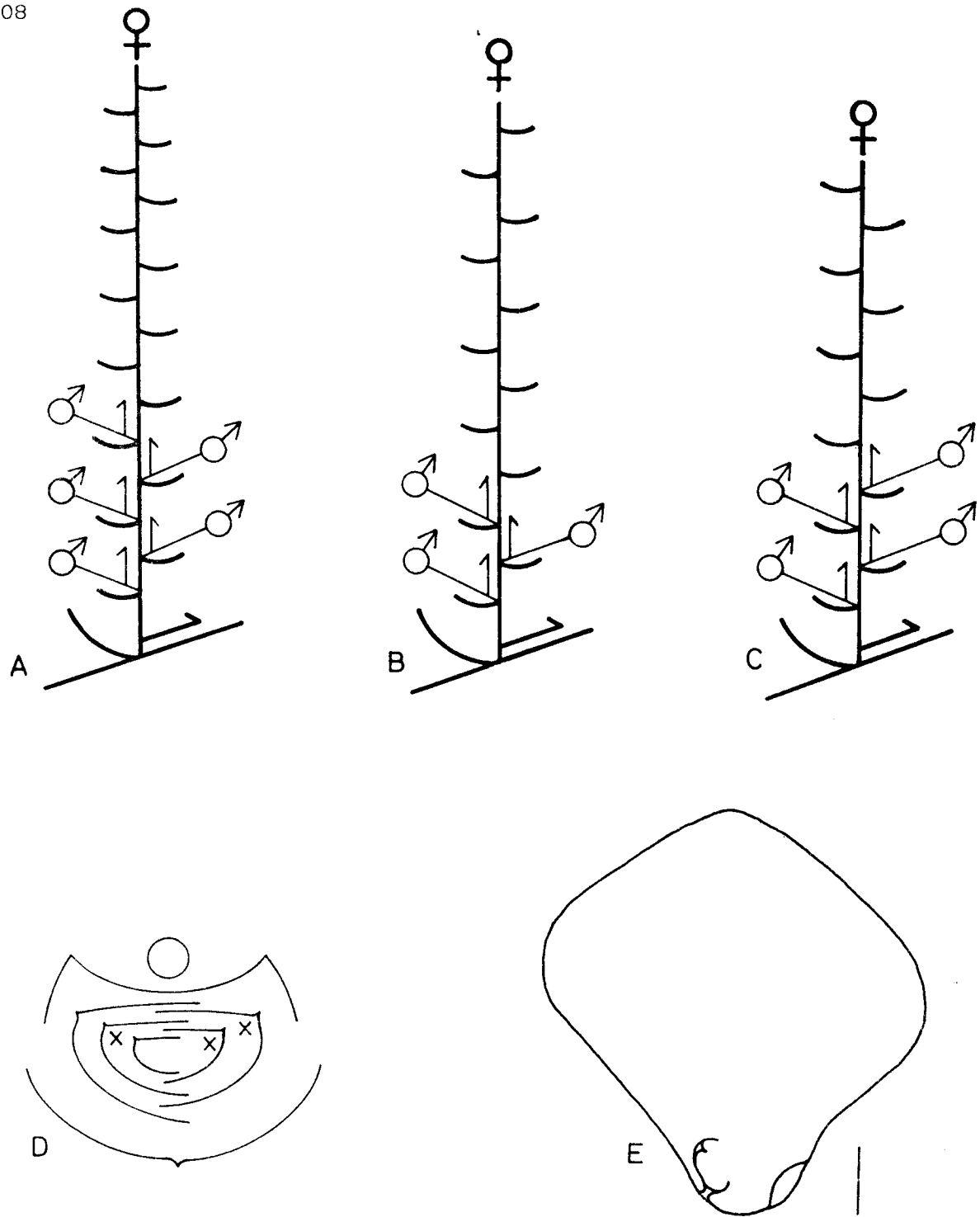


FIG. 8.16.1

*Becquerelia cymosa* Brongn. -A-C: 2sl aren, zijzicht. -D: lateraal m aartje, bovenzicht. -E: embryo, sagittaal. (A: Kramer & Hekking 3202, U; B-D: Sandwith 1776, K; E: naar VAN DER LINDEN 1971: fig. 38).

## 2. Gegevens per soort

1) Becquerelia cymosa Brongn.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.16.1)

- De hoofdas is vertakt volgens een open NVP; de bracteae zijn bladachtig en hebben een gesloten bladschede; profyllen zijn aanwezig.
- De zijassen herhalen het patroon van de hoofdas, maar vaak is een TVP merkbaar bij de eerste zijassen; het eerste internodium is min of meer gestrekt, waardoor uiteindelijk een pluim van corymbi wordt gevormd.
- De aren bevinden zich dicht opeen aan het uiteinde van de zijasjes, volgens een dicht NVP.
- Een aar is opgebouwd uit een aantal (3-5) spiralig geplaatste bracteae die elk een lateraal m aartje axilleren; deze bracteae worden gevolgd door een aantal (7-12) lege kafjes (glumae?), waarvan de bovenste een verdikte gele voet bezitten en een vr bloemetje omhullen.
- Een m aartje bestaat uit 3-5 distiche glumae, die meestal elk een meeldraad axilleren.
- Het vr bloemetje bestaat uit een trimeer gynoecium dat aan de voet een brede cupula draagt; bij rijpheid is het vruchtje rolrond zodat zijn positie t.o.v. de glumae niet kan worden bepaald.

Besluit: Diplacrum-type.

## B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 36, fig. 38; MEERT &amp; GOET-GHEBEUR 1979: fig. 31) (FIG. 8.16.1)

- De omtrek is breed obtrullaat, licht asymmetrisch.
- Sagittaal: - b1 is goed en b2 zwak ontwikkeld, schuin lateraal;
  - wk is min of meer goed ontwikkeld, ingezonken, schuin lateraal.
- Frontaal: - ks is ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Schoenus-type, matig gedifferentieerd.

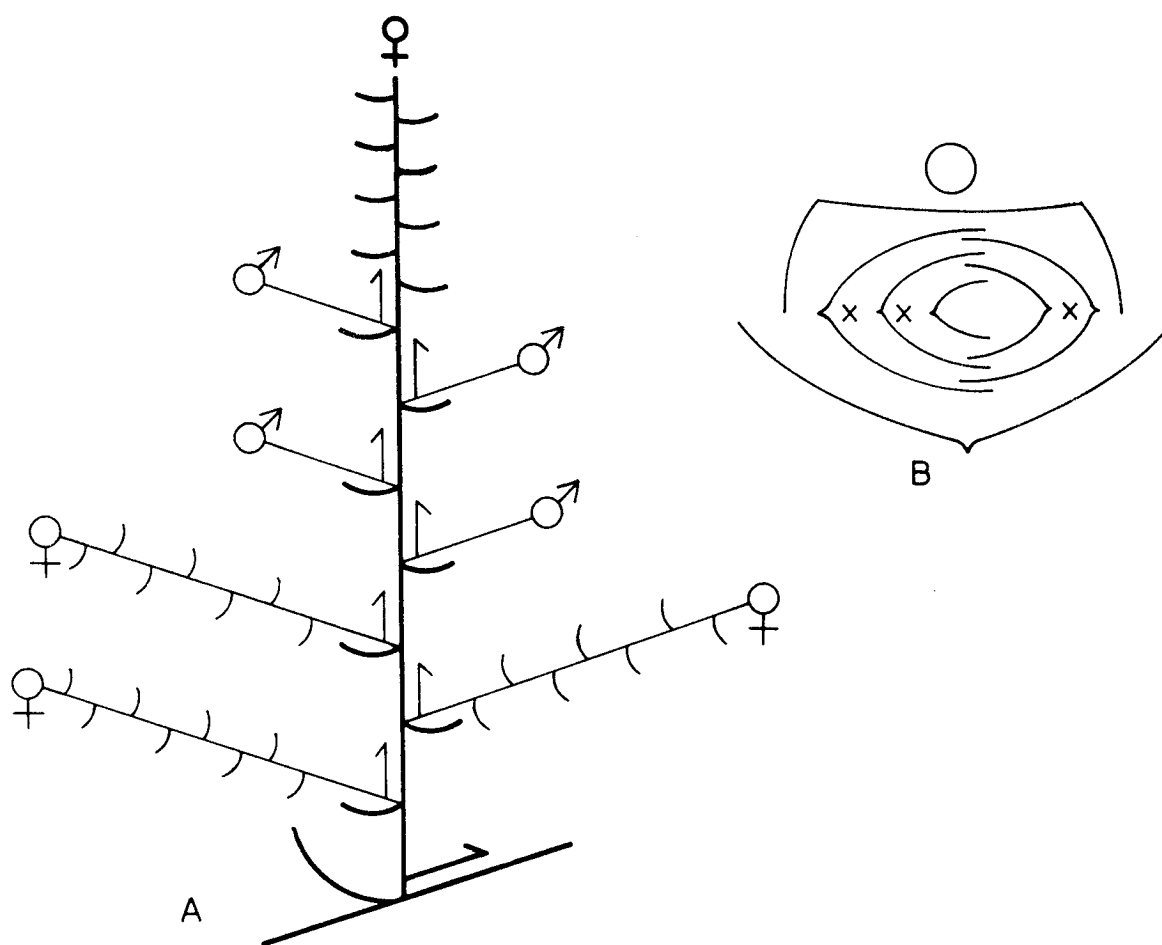


FIG. 8.16.2

*Becquerelia tuberculata* (Böck.) Pfeiffer —A: complexe 2sl aar, zijzicht. —B: lateraal m aartje, bovenzicht. (A-B: Lindeman 4491, U).



## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 161-162).
- KOYAMA (1965: 251-252).
- METCALFE (1971: 85-87, fig. 13 A-D).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- K.U. Kramer & W. Hekking 3202, Suriname (U)
- B.A. Krukoff 7122, Brazilië (BR)
- P. Maas 3432, Trinidad (U)
- B. Maguire 23839a, Suriname (K)
- N.Y. Sandwith 1776, Tobago (K)
- J. van Donselaar 1351, Suriname (U)

2) Becquerelia tuberculata (Böck.) Pfeiff.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.16.2)(\*A)

- Zoals bij B. cymosa, maar hier is nog een ander type aar waargenomen, nl. waarbij enkele (3-4) bracteae onder de laterale m aartjes elk een vr aartje axilleren; wellicht moeten we deze aren als samengestelde aren beschouwen, waarbij die basale laterale vr aartjes eigenlijk gereduceerde 2sl aren voorstellen, waarbij hun m aartjes gereduceerd zijn.

Besluit: Diplacrum-type.

B. Embryo: geen vruchtjes met rijp zaad voorhanden.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

## D. Bestudeerd materiaal:

- A. Jonker-Verhoef & F. Jonker 216, Suriname (U)
- J. Lindeman 4491, ibid. (U)



### 3. Bespreking

De bloeistruktuur (terminale vr aartjes met een blijkbaar terminaal vr bloemetje, en laterale m aartjes, dicht samen gegroepeerd) en de embryografie tonen aan dat dit genus ten onrechte in Scleria werd opgenomen, ondanks de vruchtmorfologische en algemeen habituele gelijkenissen...

Zijn nauwste verwant lijkt wel Diplacrum, dat ook glumae met een verdikte voet rond het vr bloemetje bezit, en een kleine cupula aan de basis van het vruchtje. Becquerelia blijft niettemin zeer makkelijk te onderscheiden van zijn verwanten door de open corymbiforme deelbloemgestellen, het groot aantal lege glumae onder het vr bloemetje, en ook -maar minder evident- door het Schoenus-type embryo.

Tabel 8.16.2 : Een vergelijking van de Diplacrum-sectiones

<b>Kenmerk</b>	<b><u>Diplacrum</u></b>	<b><u>Sphaeropus</u></b>	<b><u>Pteroscleria</u></b>
<i>Levensvorm</i>	eenjarig	eenjarig	doorlevend
<i>Deelbloemgestellen</i>	talrijk	talrijk	1 - enkele
<i>Twee glumae rond het vruchtje</i>			
- <i>mee afvallend</i>	+	-	+
- <i>voet verdikt</i>	+	+	-
- <i>voet vergroeid</i>	+	+	-
- <i>kiel gevleugeld</i>	-	-	+
<i>Areaal</i>			
- <i>Amerika</i>	-	+	++
- <i>Afrika</i>	-	+	+
- <i>Azië</i>	++	+	-
- <i>Australië</i>	+	+	-

## 16.2. Diplacrum R.Br.

---

### 1. Taxonomie

Type: Diplacrum caricinum R.Br.

Reeds bij de oprichting door BROWN (1810: 240) werd gewezen op de grote gelijkenis tussen de toen enige bekende soort D. caricinum R.Br. en Scleria, in het bijzonder S. pygmaea R.Br. (o.c.: 241), een soort die later trouwens in Diplacrum werd opgenomen als D. pygmaeum (R.Br.) Böck.

Hoewel GOEBEL (1888: 132-138) uitvoerig had gewezen op de belangrijke verschillen in de plaatsing van het vr bloemetje bij Scleria en Diplacrum, hebben ongeveer alle auteurs beide genera zoniet verenigd, dan toch samen in de Sclerieae geplaatst, waarbij ze dan het vr bloemetje als lateraal (CLARKE 1902: 510; KOYAMA 1961: 48-50, 77, fig. 3) of als terminaal beschouwden (PAX 1886: 307-309; KERN 1961: 141-147; SCHULTZE-MOTEL 1964: 105; KOYAMA 1967b: 32-35), wat voor Diplacrum wellicht korrekt is. Recent hebben slechts HOLTUM (1948: 537), EITEN (1976a: 93-98, fig. 14-18) en MEERT & GOETGHEBEUR (1979: 137-141, fig. 23-25) weer op de bestaande verschillen gewezen en beide genera duidelijk uiteengehaald.

Nu worden onder Diplacrum meestal drie oorspronkelijk monotypische genera verenigd: (tabel 8.16.2)

- 1) Diplacrum R.Br., gebaseerd op D. caricinum R.Br., waarbij het vruchtje wordt omgeven door twee glumae die een verdikte en vergroeide voet bezitten en samen met dit vruchtje afvallen.
- 2) Pteroscleria is door NEES (1842: 196) beschreven voor P. guianensis Nees, met als opvallendste kenmerk de lateraal samengedrukte en gevleugeld-gekielde glumae die rond het vruchtje staan en er samen mee afvallen; deze soorten bestaan uit vrij robuuste doorlevende planten, in tegenstelling tot de kleine therofyten uit de twee andere taxa.
- 3) Sphaeropus werd door BÖCKELER (1873: 89) opgericht, met als enige soort S. pygmaeus (R.Br.) Böck., om deze soort tussen Scleria en Diplacrum in te kunnen plaatsen; planten uit deze groep worden gekenmerkt door de opmerkelijk verdikte en vergroeide basis van de twee glumae die het vr bloemetje omgeven; in tegenstelling tot de situatie bij Diplacrum s.s. en Pteroscleria blijven deze glumae vastzitten en vormt het vruchtje alleen de diaspore.

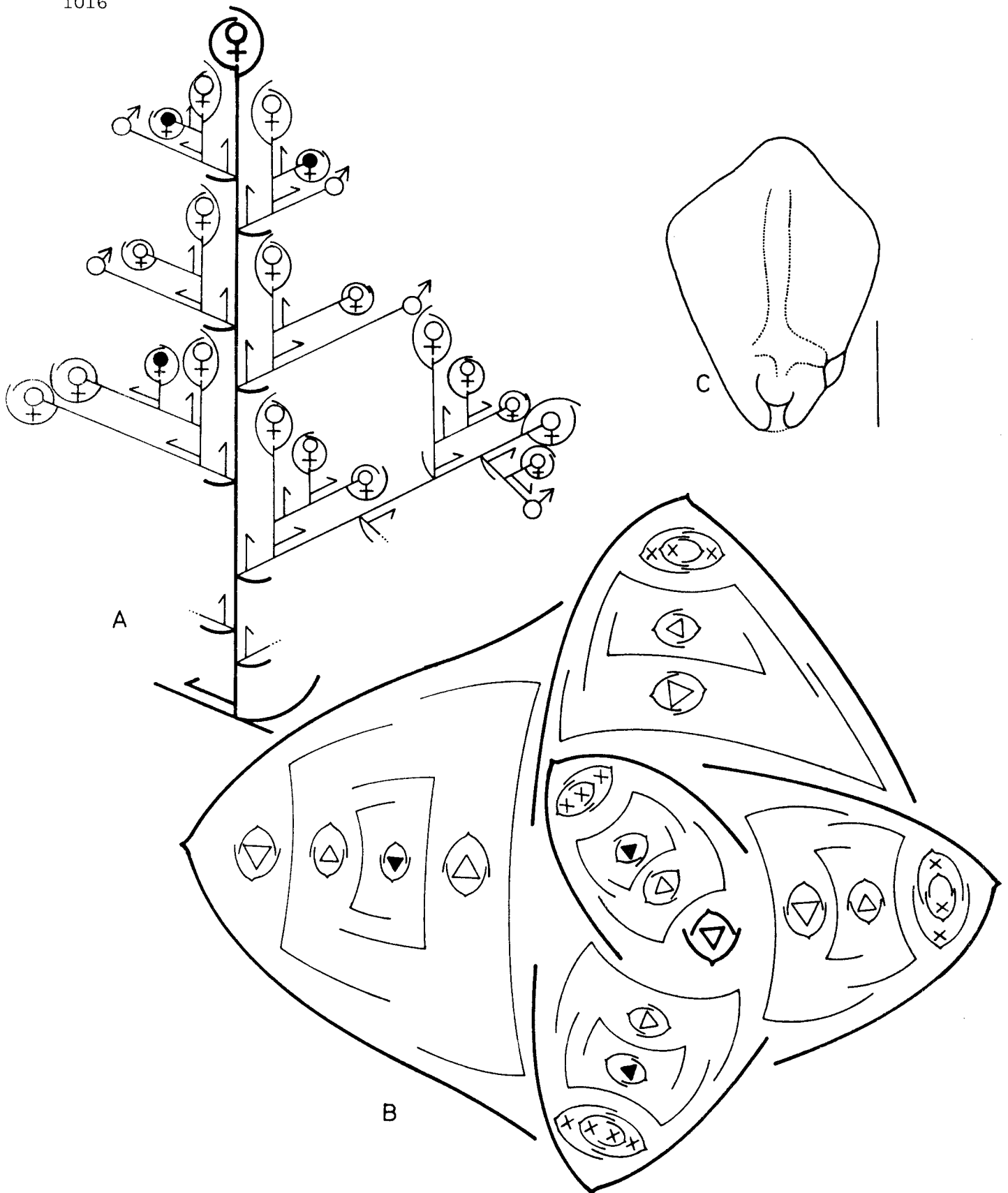


FIG. 8.16.3

*Diplacrum caricinum* R.Br. —A: deelbloemgestel, zijzicht. —B: id., bovenzicht.  
—C: embryo, sagittaal. (A-B: Larsen 8399, L; C: naar VAN DER LINDEN 1971: fig. 37).

## 2. Gegevens per soort

sectio Diplacrum  
=====1) Diplacrum caricinum R.Br.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.16.3)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae zijn bladachtig en bezitten een gesloten bladschede; profyllen zijn alle aanwezig.
- De zijassen vertakken volgens een dicht PVP-NVP, en dragen een aantal samengestelde aren. De rijkvertakte aren en de terminale aar worden afgesloten door een vr aartje, enkele laterale minder vertakte door een m aartje; de m aartjes bevinden zich dan vooral distaal.
- Een m aartje bestaat uit 3-6 distich geplaatste glumae, elk met een enkele meeldraad.
- Een vr aartje bestaat uit 2 distiche glumae met een verdikte en vergroeide voet, die een blijkbaar terminaal trimeer gynoecium omhullen en bij rijpheid samen mee afvallen; dit gynoecium is basaal omgeven door een cupula met 3 lobben t.h.v. de vruchtribben.

Besluit: Diplacrum-type.

## B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 30-31, fig. 37; MEERT &amp; GOETGHEBEUR 1979: fig. 34) (FIG. 8.16.3)

- De omtrek is breed afgerond obtrullaat, met een umbo-naat kotyl.
- Sagittaal: - b1 is matig ontwikkeld, basaal;  
              - wk is weinig ontwikkeld, ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is smal ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Fimbristylis-type, matig gedifferentieerd.

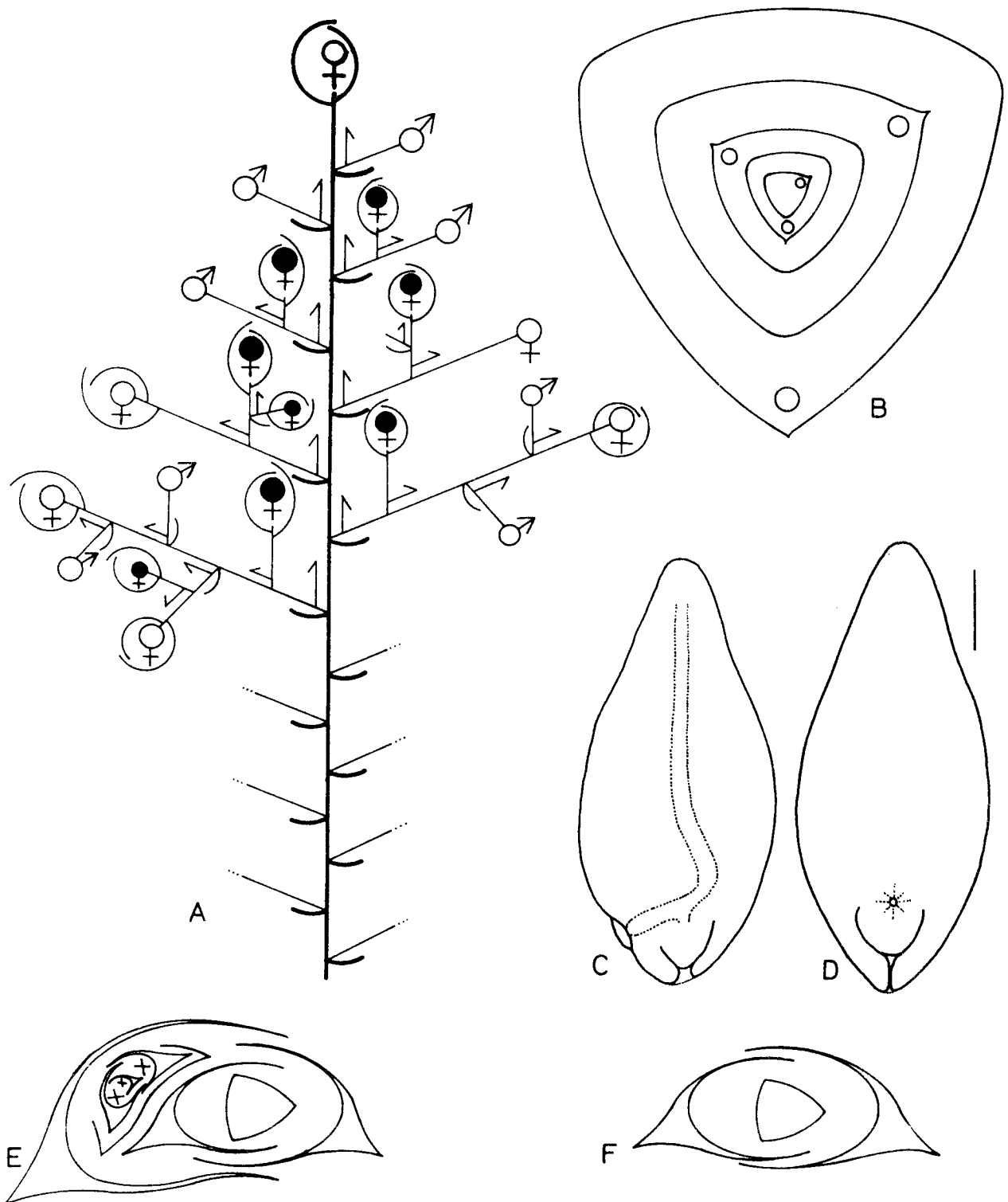


FIG. 8.16.4

*Diplacrum longifolium* C.B. Clarke -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: id., bovenzicht met slechts de zijassen weergegeven. -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (A-B: Voorhoeve 443, WAG; C-D: Steinbach 2225, U).

*D. guianense* (Nees) Koy. -E: vr aartje, bovenzicht. -F: 2sl aar, bovenzicht. (E-F: de la Cruz 3836, K).



## C. Vegetatieve anatomie:

- KOYAMA (1967: 50-51, fig. 9, 10, 24).
- GOVINDARAJALU (1975b: 608-610, pl. 8, sub Scleria).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Eyma 3382, Sulawesi (L)
- K. Larsen 8399, Thailand (L)
- T. Smitinand 3060, ibid. (L)
- W.T. Tsang 30618, Tonkin (L)

sectio Pteroscleria (Nees) Clarke  
=====

2) Diplacrum longifolium (Nees) Clarke

A. Bloemgestel: (EITEN 1976b: 157, fig. 112-155)  
(FIG. 8.16.4) (\*A)

- Zoals bij D. caricinum, maar de glumae die het vr bloemetje omhullen bezitten geen verdikte voet, ze zijn wel sterk lateraal samengedrukt en bezitten een breed gevleugelde kiel; bij rijpheid vallen ze af samen met het vruchtje.

Besluit: Diplacrum-type.

B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: fig. 35; MEERT & GOETGHEBEUR 1979: fig. 32) (FIG. 8.16.4)

- De omtrek is toegespitst ovaal.
- Sagittaal:
  - b1 is goed ontwikkeld, basaal;
  - wk is weinig ontwikkeld, iets schuin lateraal.
- Frontaal:
  - ks is smal ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Fimbristylis-type, matig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 158-159).
- METCALFE (1971: 229-232, fig. 8 O, 32 A-C).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- F.C. Deighton 3805, Sierra Leone (K)
- D. Gledhill 524, *ibid.* (WAG)
- J. Steinbach 2225, Bolivia (U)
- Voorhoeve 443, Liberia (WAG)
- B.A. Whitton 137, Br. Guyana (K)

3) Diplacrum guianense (Nees) Koyama

A. Bloemgestel: (MEERT & GOETGHEBEUR 1979: fig. 24-25)  
(FIG. 8.16.4)

- Zoals bij D. longifolium.

Besluit: Diplacrum-type.

B. Embryo: onvoldoende rijpe vruchtjes voorhanden.

## C. Vegetatieve anatomie:

- KOYAMA (1967a: 51, fig. 7, 8, 25).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J.S. de la Cruz 3836, Brits Guyana (K)
- K. Kramer & W. Hekking 3218, Suriname (U)
- J.C. Lindeman 4302, *ibid.* (U)

sectio Sphaeropus (Böck.) Koy.  
=====

4) Diplacrum africanum Clarke

A. Bloemgestel: (FIG. 8.16.5)(\*A)

- Zoals bij D. caricinum, maar de glumae die het rijpe vruchtje omhullen blijven op de aartjesas, het vruchtje valt alleen.

Besluit: Diplacrum-type.

B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 31, fig. 36; MEERT & GOET-GHEBEUR 1979: fig. 35) (FIG. 8.16.5)

- De omtrek is afgerond breed omgekeerd driehoekig.
- Sagittaal: - b1 is vrij goed ontwikkeld, basaal;
  - wk is weinig ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.
- Frontaal: - ks is smal ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Fimbristylis-type, matig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- CHERMEZON (1937: 268).
- METCALFE (1971: 229-232).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- W. de Wilde c.s. 4739, Kameroen (WAG)
- J.K. Morton GC 25240, Ghana (K)
- E.A. Robinson 4690, Zambia (K)
- A. Schmitz 6453, Zaïre (BR)

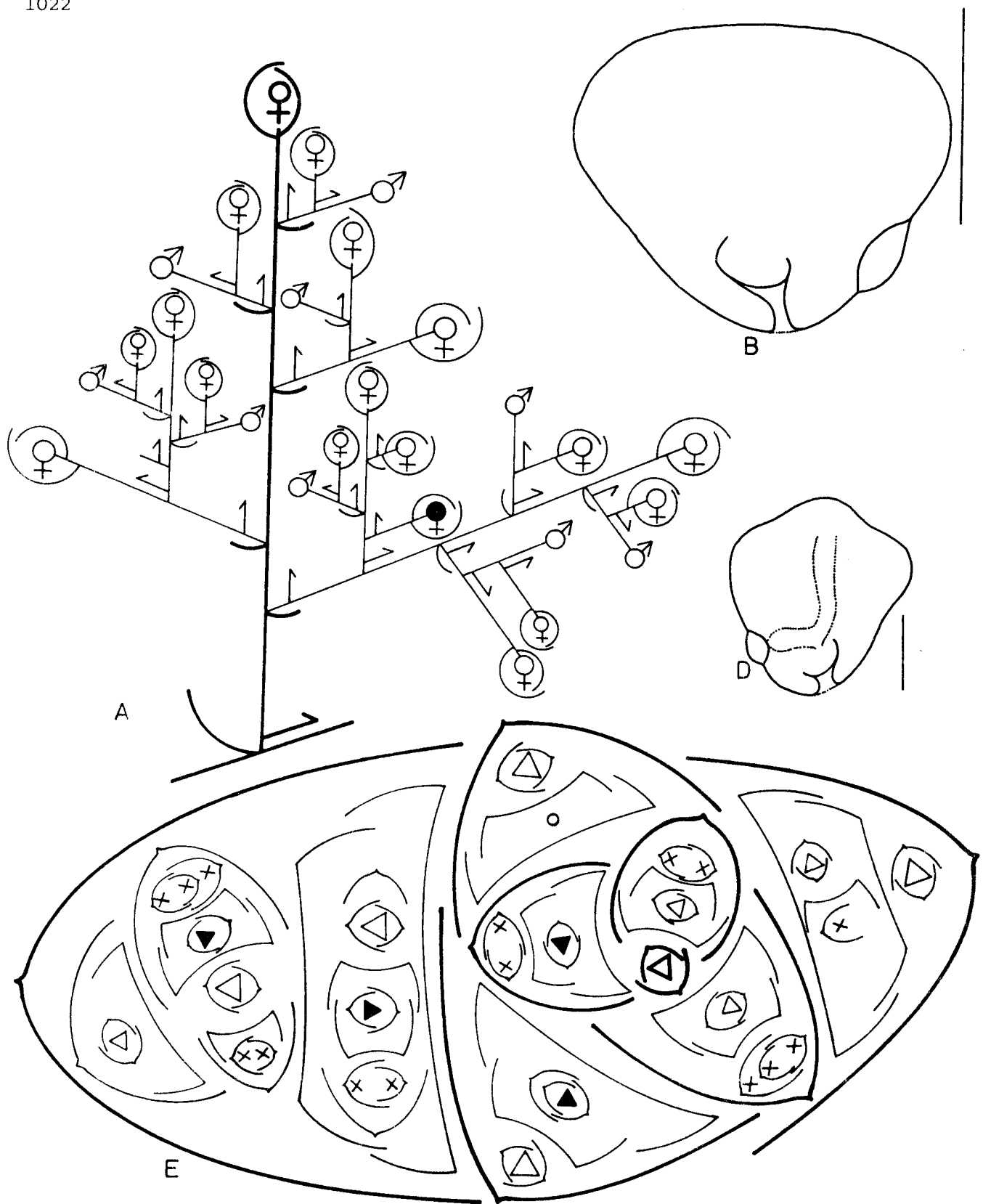


FIG. 8.16.5

*Diplacrum africanum* C.B. Clarke —A: deelbloemgestel, zijzicht. —B: embryo, sagittaal. (A: de Wilde c.s. 4739, WAG; B: naar VAN DER LINDEN 1971: fig. 36).  
*D. pygmaeum* (R.Br.) Böck. —C: deelbloemgestel, bovenzicht. —D: embryo, sagittaal. (C: Byrnes 2383, K; D: Mc Kee 9304, L).

5) Diplacrum pygmaeum (R.Br.) Böck.

A. Bloemgestel: (FIG. 8.16.5)

- Zoals bij D. africanum.

Besluit: Diplacrum-type.

B. Embryo: (MEERT & GOETGHEBEUR 1979: fig. 33) (FIG. 8.16.5)

- De omtrek is breed obovaal, met zwak umbonaat kotyl.

- Sagittaal: - b1 is matig ontwikkeld, basaal;  
 - wk is vrij goed ontwikkeld, half ingezonken, lateraal.

- Frontaal: - ks is spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Fimbristylis-type, matig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- Byrnes 2383, Australië (K)
- H.S. Mc Kee 9304, ibid. (L)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel: (\*A)

- KERN (1961: 208-211, fig. 9d) beschrijft en geeft een illustratie van de aartjes bij Diplacrum. Daarbij worden het vr bloemetje als terminaal en het m aartje als lateraal beschouwd, wat m.i. korrekt kan zijn. Maar deze soorten worden door KERN in Scleria ingesloten en voor Scleria wordt dezelfde verhouding aangegeven, en daarmee kan ik mij duidelijk niet akkoord verklaren.
- BLAKE (1954: 234) is een van de zeldzame recente auteurs die Pteroscleria als genus erkent. De argumenten lijken me toch vrij zwak (en zelfs gedeeltelijk foutief):
  - 1) m bloemetjes met drie meeldraden zijn niet waargenomen, noch door EITEN (1976b: 157-174), noch door mezelf,
  - 2) de gevleugelde glumae rond het vruchtje,
  - 3) zogezegd blijvende glumae, die echter mét het vruchtje mee afvallen,
  - 4) vegetatieve bladeren en primaire bracteae van ongelijke grootte, wat slechts gedeeltelijk opgaat.

Eveneens vermeldt hij de afwezigheid van een "outer disc" bij Pteroscleria en Diplacrum, dit als onderscheid met Scleria. Ook dit blijkt niet korrekt, vermits bij de drie sectiones een duidelijke 3-lobbige cupula kon worden aangetoond.

## 4. Bespreking:

Door de bloeistructuur, met terminale vr aartjes (en een blijkbaar terminale vr bloem), en de m aartjes opgebouwd uit een aantal distiche glumae elk met één meeldraad, kunnen we besluiten dat dit genus duidelijk hier in de Bisboeckelereae thuishoort.

Het voorkomen van zeer duidelijke dwarsnerfjes in het blad (METCALFE 1971: 232) is een interessant gegeven, waardoor een zekere gelijkenis met de Hypolytreae s.l. mogelijk wordt, te meer omdat dit de enige andere groep is waar ook ? terminale bloemetjes worden aangetroffen. Zekerheid hieromtrent kan evenwel niet worden gegeven, aangezien van de vr bloemetjes hier ver van bewezen is.

De afwezigheid van een vergroeide gluma rond het vruchtje en het embryotype zijn de duidelijkste verschillen met Bisboeckelera en Calyptracarya. Van de nauwer verwante Becquerelia onderscheidt Diplacrum zich eveneens door embryotype en verder door een verschillend aantal lege glumae onder het vr bloemetje, en door de hoofdjesachtig samengetrokken deelbloemgestellen, die daarenboven ook structureel verschillen.

Over het taxonomisch niveau waarop de drie taxa Diplacrum en Pteroscleria en Sphaeropus moeten worden onderscheiden, valt te discussiëren. Structureel zijn hun bloemgestellen vrijwel identiek, hun embryo is van hetzelfde Fimbristylis-type: het lijkt dus aangewezen om ze in één genus onder te brengen, maar omwille van secundaire verschillen in embryovorm en in de structuur van de glumae rond het vr bloemetje is het wel verantwoord om een onderscheid te maken tenminste op sectie-niveau, zoals KOYAMA (1967b: 33) terecht heeft doorgevoerd. Tenslotte zijn ook hun respectievelijke arealen niet samenvallend, Sphaeropus is pantropisch (misschien antropogeen in Zuid-Amerika?), Pteroscleria is beperkt tot Zuid-Amerika en West-Afrika, terwijl Diplacrum s.s. slechts vanaf Indië tot in NE. Australië is waargenomen (tabel 8.16.2).

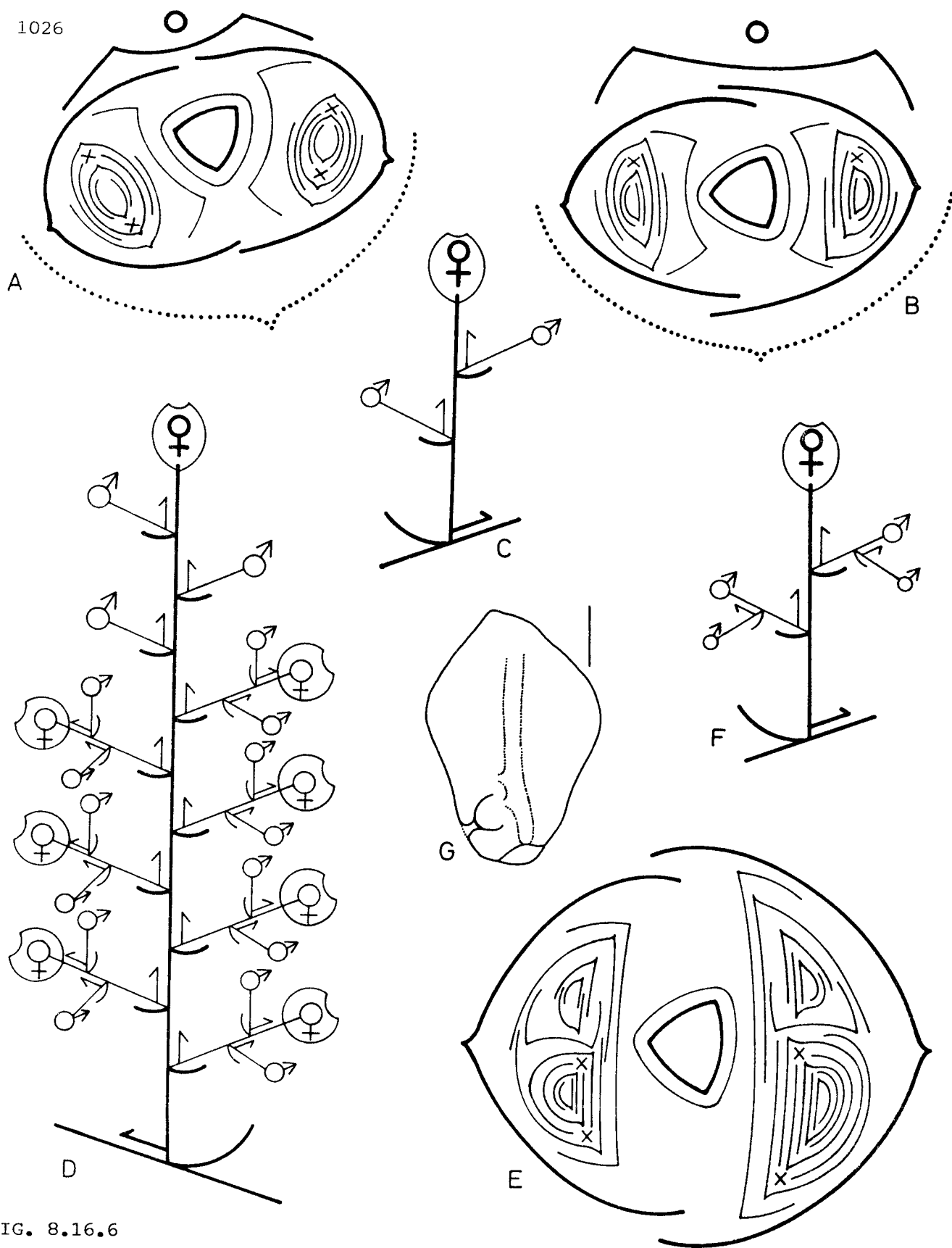


FIG. 8.16.6

*Bisboeckelera irrigua* (Nees) O. Kuntze —A-B: 2sl aren, bovenzicht. —C: 2sl aar, zijzicht. (A-C: Smith 2785, K).

*B. microcephala* (Böck.) Koy. —D: deelbloemgestel, zijzicht. (D: Florschütz 1819, U).

*B. vinacea* Standley —E: complexe 2sl aar, bovenzicht. —F: id., zijzicht. —G: embryo, sagittaal. (E-G: Herb. Lehmann B.T. 1191, K).



### 16.3. Bisboeckelera O. Kuntze

---

#### 1. Taxonomie

Type: B. irrigua (Nees) O. Kuntze

Deze naam van KUNTZE (1891: 747) is op grond van de homonymieregel voor dit taxon te gebruiken: daar de oudere orthografische variant Hoppea Willd. uit 1801 en het ouder homonym Hoppia Spreng. uit 1818 reeds reeds waren gepubliceerd, is het jongere monotypische Hoppia Nees uit 1842 illegitiem.

De zelfstandigheid van het genus is steeds duidelijk erkend, wellicht dank zij de opvallende structuur die het vruchtje omgeeft.

Precies omwille van die blaasvormige structuur rond het vr bloemetje en verdere oppervlakkige gelijkenissen met Carex hebben sommigen dit genus in de Cariceae willen onderbrengen, reeds van meet af aan met NEES (1842: 199), en verder gevolgd door STEUDEL (1854: 242-243), BÖCKELER (1875: 11), CELAKOVSKY (1887: 152) en KOYAMA (1961: 79).

GILLY (1949: 292) zag meer overeenkomst tussen deze structuur en het vergroeiingsprodukt van de bovenste, lege glumellae zoals dat bij verschillende genera uit de Hypolytreae voorkomt; hierbij verliest hij natuurlijk uit het oog dat bij Bisboeckelera de vormende, samenstellende delen naar alle waarschijnlijkheid geen glumellae zijn, maar wel een gluma, waardoor de veronderstelde homologie met de Hypolytreae vervalst.

#### 2. Gegevens per soort

##### 1) Bisboeckelera irrigua (Nees) O. Kuntze

###### A. Bloemgestel: (FIG. 8.16.6)

- De hoofdas vertakt volgens een dicht NVP; de bracteae zijn klein en hebben een korte gesloten bladschede; profyllen zijn alle aanwezig.
- De zijassen vertakken volgens een dicht NVP, en dragen uiteindelijk samengestelde aren.
- Een samengestelde aar is opgebouwd uit een aantal bracteae elk met een laterale 2sl aar, en een terminale 2sl aar.

- Een 2sl aar bestaat uit 2-3 bracteae met elk een lateraal m aartje en een terminaal vr aartje.
- Een m aartje is opgebouwd uit 4-6 distich geplaatste glumae, waarvan de laagste elk een meeldraad axilleren.
- Een vr aartje is sterk gereduceerd en bestaat eigenlijk uit wellicht 1 gluma die zich als een utriculus rond het blijkbaar terminaal vr bloemetje bevindt.
- Een vr bloemetje bestaat uit een trimeer gynoecium, aan de basis omgeven door een cupula met 3 lobben t.h.v. de vruchtribben.

Besluit: Diplacrum-type.

B. Embryo: geen vruchtjes met rijp zaad voorhanden.

C. Vegetatieve anatomie:

- KOYAMA (1967a: 49).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

A.C. Smith 2785, Brits Guyana (K)

## 2) Bisboeckelera microcephala (Böck.) Koy.

A. Bloemgestel: (FIG. 8.16.6)(\*A)

- Zoals bij B. irrigua, maar het eerste internodium van de zijassen is gestrekt, zodat een anthela of een samengestelde anthela wordt gevormd.

Besluit: Diplacrum-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie:

- KOYAMA (1967a: 50, fig. 16, 28).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J. & P. Florschütz 1819, Suriname (U)
- Lanjouw & Lindeman 2211, ibid. (K)
- J. van Donselaar 2067, ibid. (U)

3) Bisboeckelera vinacea Standl.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.16.6)

- Zoals bij B. irrigua.

Besluit: Diplacrum-type.

## B. Embryo: (VAN BERGEN 1977: 121-122, fig. 95-96; MEERT &amp; GOETGHEBEUR 1979: fig. 29) (FIG. 8.16.6)

- De omtrek is licht asymmetrisch obtrullaat.
- Sagittaal: - b1 is matig ontwikkeld, lateraal;
  - wk is matig ontwikkeld, half ingezonken, basaal.
- Frontaal: - ks is smal ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, matig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 159).
- KOYAMA (1967a: 49).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- Lehmann B.T. 1191, Colombië (K)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- Het vruchtje wordt omhuld door een gesloten utriculus-achtige, sterk generfde structuur, waarbij 1 hoofdnerf en 2 of 4 zijnerfen opvallen. De ene hoofdnerf is bovendien gestekeld, en bevindt zich voor een van de drie vruchtribben, waardoor het erop lijkt dat deze utriculus wordt gevormd door een enkele gluma, die het vruchtje axilleert.

#### B. Embryo: —

#### C. Vegetatieve anatomie:

- METCALFE (1971: 89) spreekt er zijn verwondering over uit dat bij B. berroi (C.B. Clarke) Standley een zeer typisch Cypereae-kenmerk is aangetroffen, nl. twee abaxiale sklerenchymstrengen, links en rechts van de middennerf in het blad. Dit is niet zo verwonderlijk, want het gaat hier om een Cyperus-soort, nl. C. berroi (C.B. Clarke) Koyama, die echter door oppervlakkige gelijkenissen lange tijd in Bisboeckelera ondergedoken bleef (KOYAMA 1969: 126, fig. 2).

### 4. Bespreking

Opnieuw wijst de bloeistructuur van een zeldzaam type (Diplacrum-type) naar de meest waarschijnlijk verwante groepen, nl. Calyptracarya, Diplacrum en Becquerelia.

Omwille van een sterk gelijkend embryo (Carex-type, matig ontwikkeld) en bladanatomie (KOYAMA 1965: 253; METCALFE 1971: 89), maar ook door het gemeenschappelijk kenmerk van een vruchtomhullende structuur (= vergroeide gluma) komt Bisboeckelera zeer dicht bij Calyptracarya. Deze twee verschillen niettemin op een belangrijk aantal punten: bij Bisboeckelera staan alle m aartjes (ev. m aren) lateraal per 2-3 onder een terminaal vruchtje, maar bij Calyptracarya vinden we vaak terminale m aren met 1-2 laterale en 1 terminaal m aartje, en onder het vruchtje zien we slechts 3 laterale steriel geworden m aartjes. Ook de vorm en consistentie van de vruchtomhullende gluma is behoorlijk verschillend: een stevige structuur, maar los omsluitend hier, tegen heel teer en dun (aan de basis met opgeblazen cellen) en aangedrukt bij Calyptracarya. Het vruchtje zelf is op doorsnede driekantig bij Bisboeckelera en lensvormig bij Calyptracarya.

## 16.4. Calyptrocarya Nees

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: Calyptrocarya angustifolia Nees ex Kunth, nom. illeg. (= C. glomerulata (Brongn.) Urb.) (KOYAMA 1967b: 40)

Bij de generische beschrijving voegde NEES (1834a: 304) drie nomina nuda, C. angustifolia Nees, C. bicolor Nees en C. brevicaulis Nees. Een vierde soort C. fragifera (Rudge) Nees had als basionym Schoenus fragiferus Rudge. Dit blijkt nu een taxonomisch synonym van Rhynchospora cyperoides (Sw.) Mart., hoewel de specimens die NEES heeft gezien wellicht tot Calyptrocarya behoorden (KOYAMA 1967b: 44). Door de expliciete verwijzing naar het basionym, kan deze naam niet meer voor een Calyptrocarya-soort worden gebruikt, en komt dus zeker niet in aanmerking als lectotype. Toch hebben FARR c.s. (1979: 274) deze soort als type voor Calyptrocarya aangegeven, wellicht omdat deze naam als enige legitiem was gepubliceerd (als comb. nov., met een legitieme naam als basionym), in tegenstelling tot de drie nomina nuda. Nu is gebleken dat C. angustifolia Nees ex Kunth en C. brevicaulis Nees ex Kunth taxonomische synonymen zijn van C. glomerulata (Brongn.) Urb., terwijl C. bicolor (Nees ex Pfeiff.) Koy. een afzonderlijke soort is. Aangezien C. glomerulata een relatief frekwent verzamelde en goed bekende soort is, kan de lectotypifikatie met C. angustifolia inderdaad worden aanvaard.

Door PFEIFFER (1922b: 380) is dit taxon om duistere redenen als subgenus Calyptrocarya (Nees) Pfeiff. in Becquerelia opgenomen, maar buiten deze merkwaardige poging tot insluiting heeft dit genus weinig verplaatsingen meegemaakt. Overwegend is het met zijn verwanten in de Sclerieae geplaatst, slechts PAX (1886: 309; 1888: 120 & 1897: 49) en EITEN (1976a: 98) zijn erin geslaagd om het zijn korrekte plaats in de Bisboeckelereae toe te wijzen.

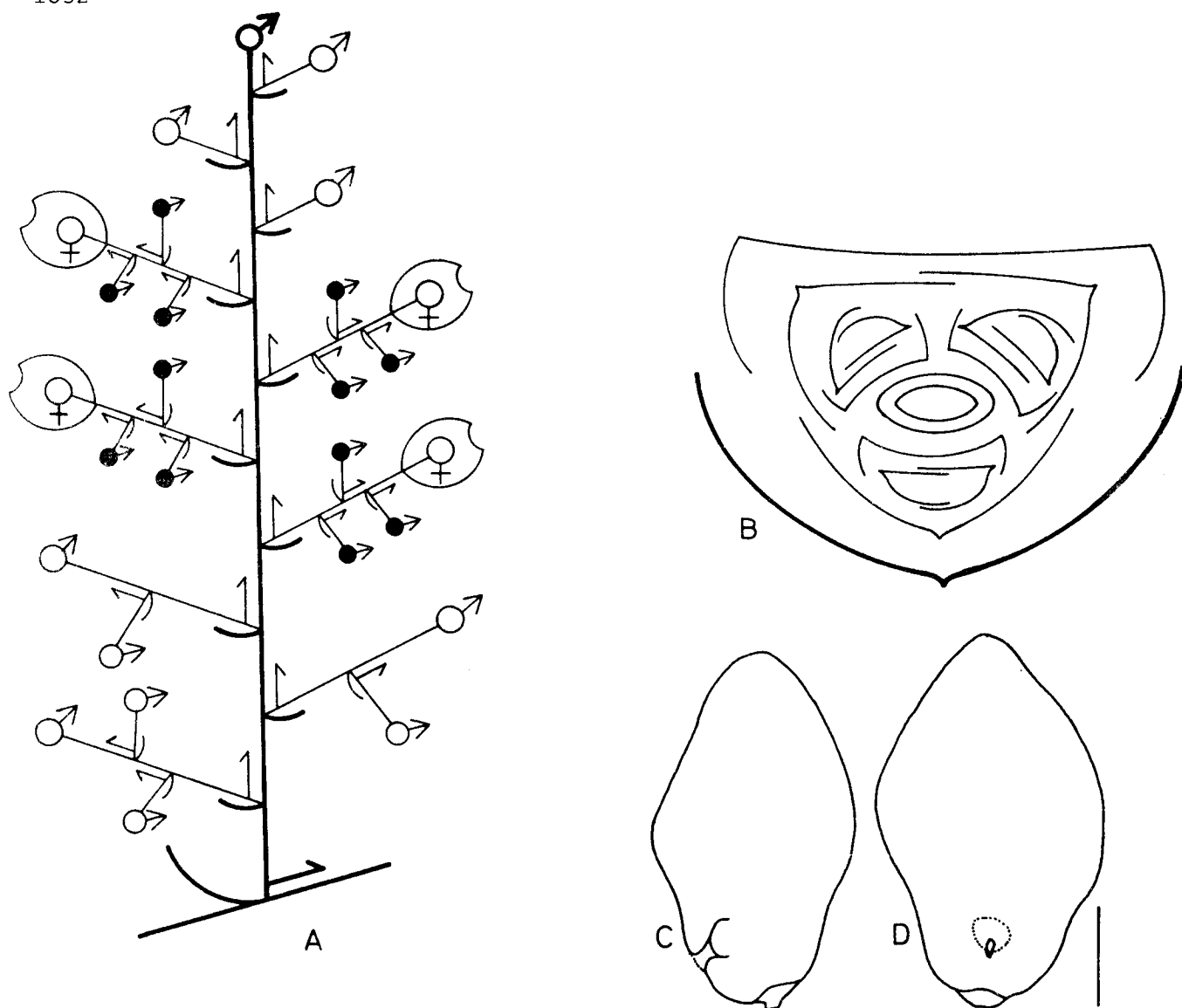


FIG. 8.16.7

*Calyptrocarya bicolor* (Pfeiff.) Koy. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: functioneel vr aar met gereduceerde m aartjes, bovenzicht. (A-B: Lindeman c.s. 82, U).

*C. glomerulata* (Brongn.) Urb. -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (C-D: naar VAN DER LINDEN 1971: fig. 40).

## 2. Gegevens per soort

1) Calyptrocarya bicolor (Pfeiff.) Koy.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.16.7)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een open NVP; de bracteae hebben een gesloten bladschede, profyllen zijn alle aanwezig. De zijassen vertakken volgens een min of meer verdicht en gemengd PVP-NVP, met laterale samengestelde en 1 terminale aar.
- Een samengestelde aar is opgebouwd uit een aantal spiralig geplaatste bracteae, de laagste axilleren elk een laterale m aar, de middelste elk een laterale funktioneel vr aar, de hoogste elk een lateraal m aartje, en de as wordt afgesloten door een terminaal m aartje.
- Een m aar bestaat uit 1-2 laterale m aartjes en een terminaal m aartje; een m aartje is opgebouwd uit een klein aantal vermoedelijk distich geplaatste glumae, die elk één meeldraad axilleren.
- Een funktioneel vr aar bestaat uit drie spiralig geplaatste bracteae die elk een steriel m aartje dragen (d.w.z. zonder meeldraden) en een blijkbaar terminaal vr bloemetje, omhuld door een tere, nauwsluitende "utriculus".
- Het vr bloemetje bestaat dus uit een dimeer gynoecium, dat bij rijpheid een lensvormig vruchtje levert; de aanwezigheid van een cupula aan de basis is moeilijk waarneembaar.

Besluit: Diplacrum-type.

B. Embryo: geen rijpe vruchtjes beschikbaar.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 161-162, sub Becquerelia).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- J.C. Lindeman et al. 82, Suriname (U)

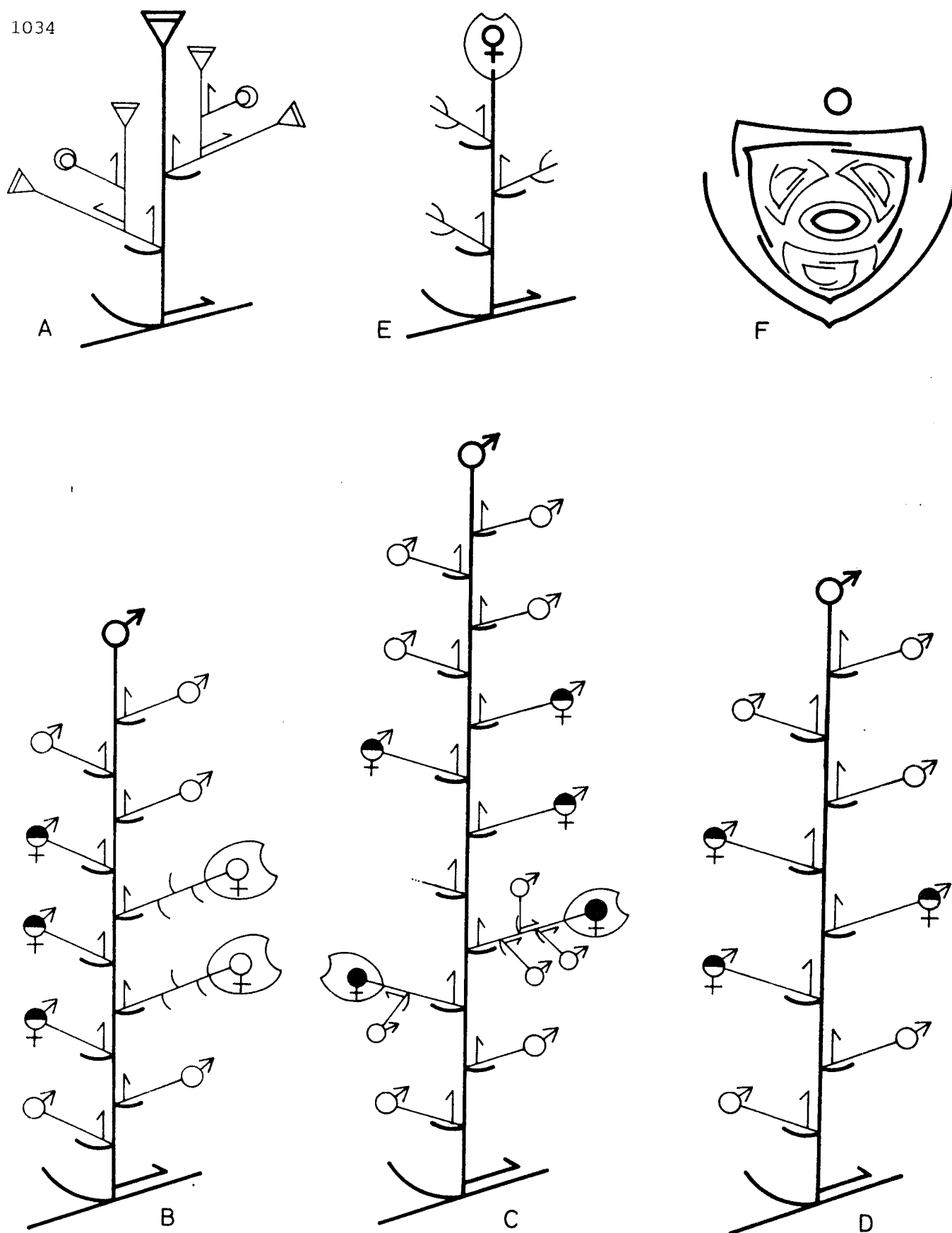


FIG. 8.16.8

*Calyptrocarya glomerulata* (Brongn.) Urb. -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B-D: eenvoudige 2sl aren, zijzicht. -E-F: functioneel vr aren met gereduceerde m aartjes, bovenzicht. (A-F: Lindeman LBB 9956, WAG).



## 16.4. Calyptrocarya

2) Calyptrocarya glomerulata (Brongn.) Urb.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.16.8)(\*A)

- Zoals bij C. bicolor.

Besluit: Diplacrum-type.

B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 40, fig. 40, sub C. intermedia Clarke) (FIG. 8.16.7)

- De omtrek is ellipsvormig.
- Sagittaal: - b1 is matig ontwikkeld, lateraal;
  - wk is matig ontwikkeld, een weinig ingezonken, basaal.
- Frontaal: - ks is smal ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, matig gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 161-162, sub Becquerelia).
- KOYAMA (1967: 50, fig. 17, 19, 26).
- METCALFE (1971: 102-103, fig. 14 F-I).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- R.C. Liesner 1247, Panama (WAG)
- J.C. Lindeman LBB 9956, Suriname (WAG)

3) Calyptrocarya luzuliformis Koy.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.16.9)

- Zoals bij C. bicolor, maar de laterale en terminale aren bestaan basaal uit laterale m aartjes, in het midden functioneel vr aartjes en terminaal ook een functioneel vr aartje.

Besluit: Diplacrum-type.

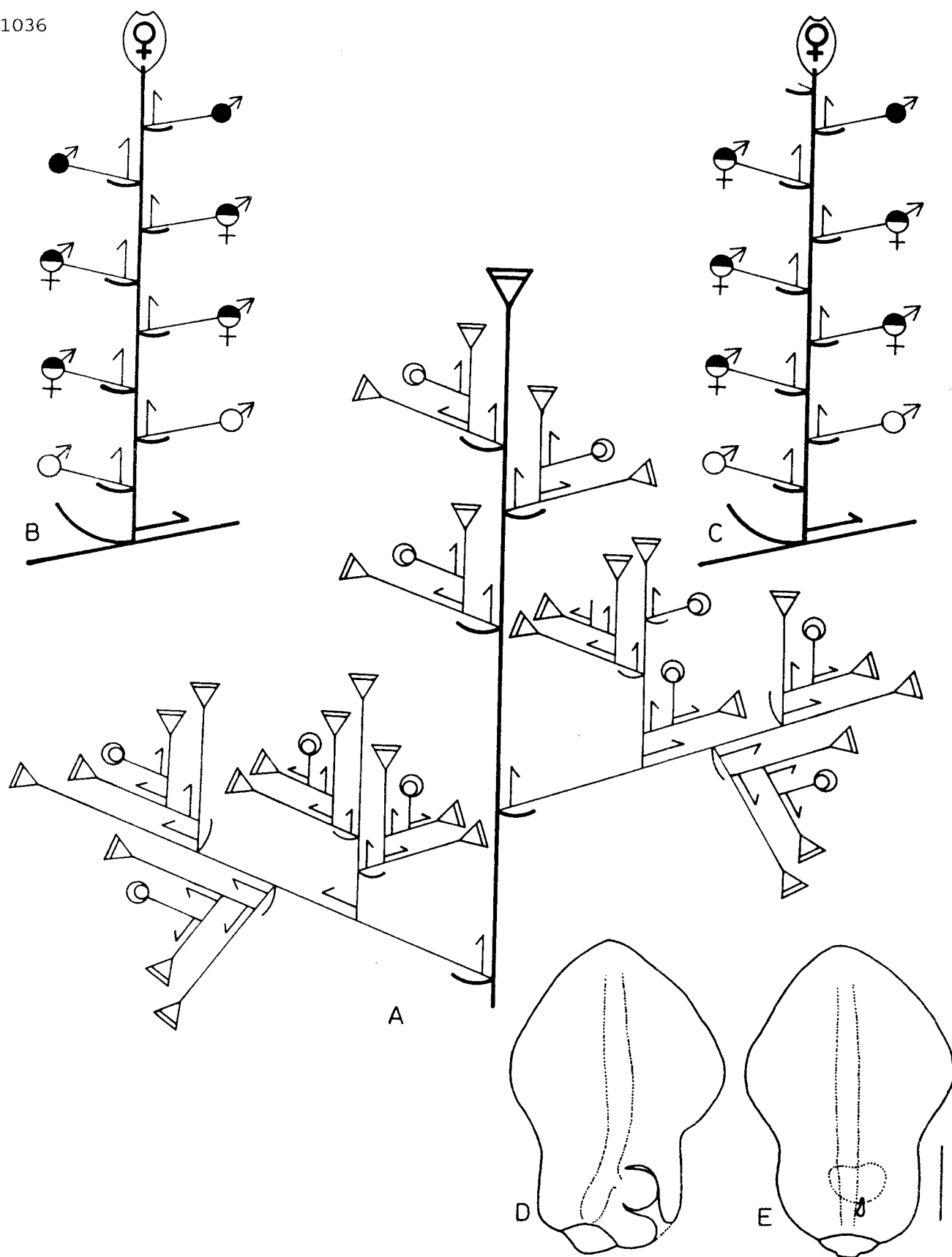


FIG. 8.16.9

*Calyptrocarya luzuliformis* Koy. -A: bloemgestel, zijzicht. -B-C: enkelvoudige 2sl aren, zijzicht. -D: embryo, sagittaal. -E: id., frontaal. (A-E: Ratter c.s. 1426, U).

B. Embryo: (MEERT & GOETGHEBEUR 1979: fig. 30) (FIG. 8.16.9)

- De omtrek is zowat obovaal, met ingebogen flanken, een speerpuntvormig verbreed kotyl.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, lateraal.
  - wk is vrij goed ontwikkeld, half ingezonken, basaal.
- Frontaal: - ks is smal peervormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, matig gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie: geen litteratuurgegevens.

D. Bestudeerd materiaal:

- J.A. Ratter et al. 1426, Brazilië (U)

#### 4) Calyptrocarya poeppigiana Kunth

A. Bloemgestel: (FIG. 8.16.10)(\*A)

- Zoals bij C. bicolor.

Besluit: Diplacrum-type.

B. Embryo: (VAN DER LINDEN 1971: 39, fig. 39) (FIG. 8.16.10)

- De omtrek is smal ellipsvormig.
- Sagittaal: - b1 is matig ontwikkeld, lateraal;
  - wk is vrij goed ontwikkeld, weinig ingezonken, basaal.
- Frontaal: - ks is smal ellipsvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, matig gedifferentieerd.

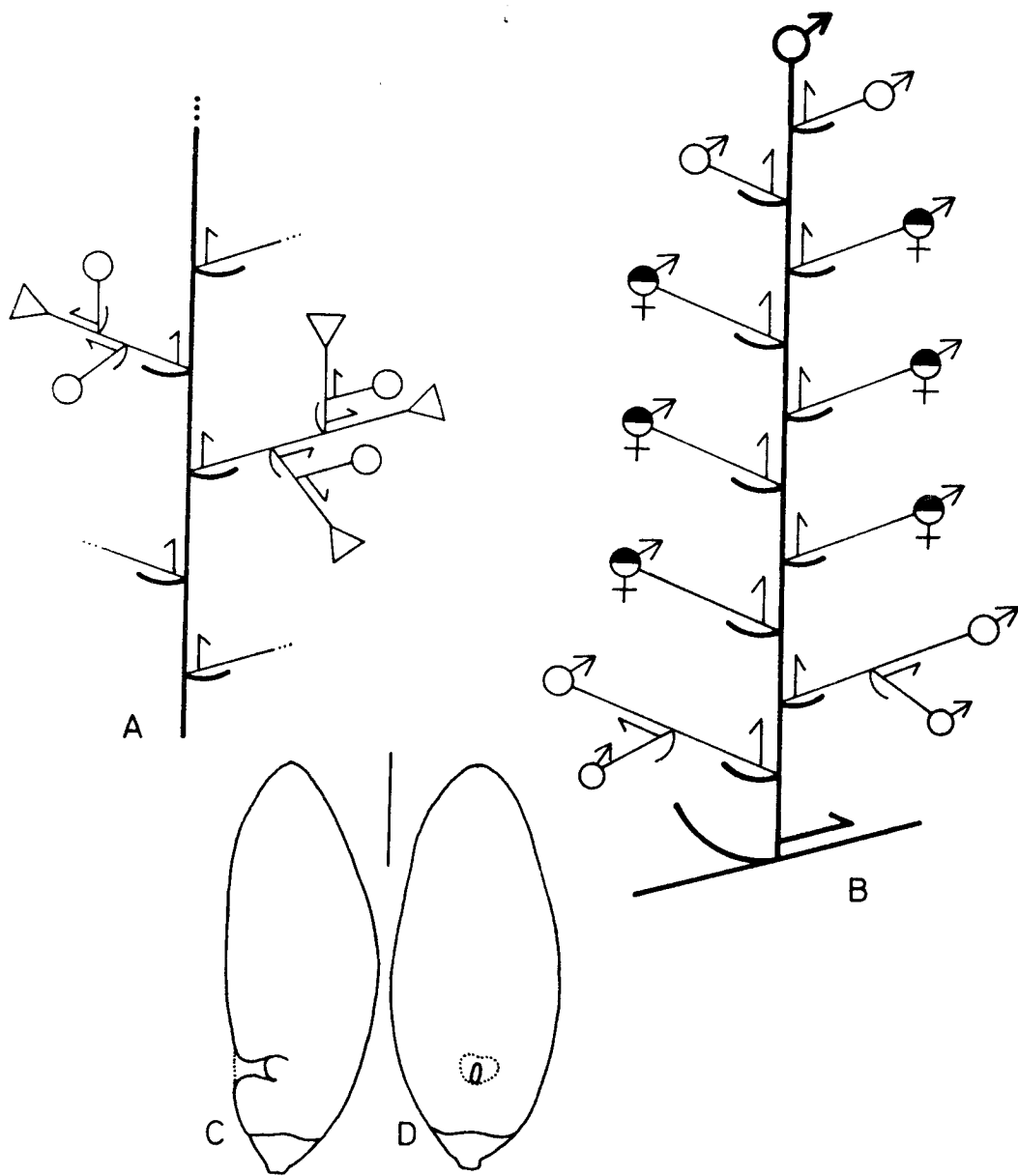


FIG. 8.16.10

*Calyptrocarya poeppigiana* Kunth -A: deelbloemgestel, zijzicht. -B: weinig complexe 2sl aar, zijzicht. -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (A-B: Schulz 8608, WAG; C-D: naar VAN DER LINDEN 1971: fig. 39).

## 16.4. Calyptrocarya

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 161-162, sub C. martii Nees).
- KOYAMA (1965: 252-253, fig. 6).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- J.S. de la Cruz 4318bis, Brits Guyana (K)
- J.P. Schultz 8608, Suriname (WAG)

## 3. Bespreking

Door de opmerkelijke organisatie van het bloemgestel (Di-placrum-type) kan ook dit genus zonder enige twijfel bij de Bisboeckelereae worden aangesloten.

De nauwste verwant is wellicht Bisboeckelera, omwille van het gelijkende embryo, de gelijkende bladanatomie, de aanwezigheid van een vruchtomhullende gluma. Verschillend zijn de positie van de m en vr aartjes (zie Bisboeckelera-Bespreking), de textuur van de omhullende gluma, maar ook anatomisch blijkt Calyptrocarya apart te staan, door het voorkomen van grote adaxiale doorschijnende epidermiscellen aan weerszijden van de laterale costae (KOYAMA 1965: 253, fig. 68).

Tabel 8.17.1 : Een vergelijking van vroegere en recente indelingen van de Cariceae

Deze studie	BENTHAM 1881a	CLARKE 1883	CLARKE 1908a	KÜKENTHAL 1909	KOYAMA 1961	MORA OSEJO 1966 & 1982
<b>Schoenoxiphium</b>	<b>Schoenoxiphium</b>	<b>Schoenoxiphium</b>	<b>Schoenoxiphium</b>	<b>Schoenoxiphium</b>	<b>Kobresia</b>	<b>Carex</b> sg. Schoenoxiphium
<b>Kobresia</b>	<b>Hemicarex</b>	<b>Hemicarex</b>	<b>Kobresia</b>	<b>Kobresia</b>		sg. Kobresia
	<b>Kobresia</b>	<b>Kobresia</b>				
<b>Uncinia</b>	<b>Uncinia</b>	<b>Uncinia</b>	<b>Uncinia</b>	<b>Uncinia</b>	<b>Carex</b>	sg. Uncinia
(U. kingii)		sect. Uncinia		sg. Uncinia		
= <b>Carex</b>				sg. Pseudocarex		
<b>C. microglochin</b>	<b>Carex</b>	sect. Pseudocarex	<b>Carex</b>	<b>Carex</b>		sg. Carex
<b>Carex</b>		<b>Carex</b>				
(Vesicarex)						
= <b>Carex</b>	-	-	-	-	-	
<b>Cymophyllus</b>	-	-	-	-		

## 17. Cariceae Lestib. ex Dum.

---

### 1. Overzicht der genera

1. Kobresia Willd.: (40) Holarctis, N. Sumatra, vooral C. Azië.
2. Schoenoxiphium Nees: (15) Z-Afr., enkele E.Afr., Madag.
3. Uncinia Pers.: (35) C-Am., Z. Am., S. Ocean. eil., Austr., Malesia.
4. Carex L.: (2000) kosmopoliet, vooral N. Holarctis.
- 4b. Vesicarex Steyermark: (1) N. Colombië, W. Venez.
5. Cymophyllus Mack.: (1) SE. USA.

### 2. Sleutel tot de genera

- 1A. Utriculus (profyl-gluma) open of gedeeltelijk gesloten; rachilla van het vr aartje meestal goed ontwikkeld, tenminste in een deel van het bloemgestel met m glumae: tenminste een deel van de aartjes 2sl ..... 2
- B. Utriculus volledig gesloten, behalve een opening voor de stijl; rachilla van het vr aartje soms goed ontwikkeld, maar zonder m glumae aan de top: alle aartjes eenslachtig ..... 3
- 2A. Utriculus vrij stevig, met de 2 laterale nerven sterk ontwikkeld en naar de flanken verschoven (FIG. 8.17.2); rachilla goed ontwikkeld en meestal (in een deel van het bloemgestel) met enkele m glumae; Afrikaanse planten ... Schoenoxiphium
- B. Utriculus vrij teer, met de 2 laterale nerven onduidelijk of niet ontwikkeld en niet verder verschoven (FIG. 8.17.1); rachilla minder goed ontwikkeld, meestal slechts enkele met m glumae; extra-Afrikaanse planten .. Kobresia
- 3A. Rachilla van het vr aartje goed ontwikkeld, met sterk haakvormig omgebogen top (= grote teruggekromde gluma) ..... Uncinia
- B. Rachilla treedt niet uit de utriculus te voorschijn; indien wel (zeer zelden), dan met rechte of zwak, min of meer onregelmatig gebogen top ..... 4

- 4A. Loofblad 1 per stengel, zonder middennerf, zonder bladschede, zonder ligula ..... Cymophyllus
- B. Niet deze combinatie van kenmerken ..... Carex

### 3. Bespreking (zie ook hoofdstuk 7B,E)

Door het bezit van eenslachtige bloemetjes, (quasi) zonder spoor van het andere geslacht, en alle vr bloemetjes in de oksel van een min of meer gesloten profyl-gluma (= utriculus) worden de genera van deze tribus ondubbelzinnig afgescheiden van alle andere Cyperaceae.

De relaties tussen de genera onderling worden uitvoerig behandeld bij de individuele bespreking, hier volgt dan nog een korte samenvatting. Als meest het oorspronkelijk type benaderend heb ik hier Kobresia beschouwd (open utriculus, 2sl aartjes, p.p. pluimvormig bloemgestel, groot areaal op de drie noordelijke continenten). Schoenoxiphium staat wellicht op dezelfde evolutieve hoogte, voortgekomen uit de protocaricoïde groep; planten van dit genus hebben tal van gelijkenissen met Kobresia, maar ze stellen een exclusief Afrikaanse tak voor. Uncinia lijkt me een gespecialiseerde groep (rachilla met haak!), misschien uit Kobresia af te leiden, misschien rechtstreeks uit de protocaricoïden, vermits dit genus duidelijk antarctische wortels heeft, in tegenstelling tot Kobresia. Ook Carex is duidelijk hoog ontwikkeld (sterk gereduceerde rachilla) en kent een opmerkelijk evolutief uiteenwaaieren, waarbij soms bizarre produkten ontstaan. Enkele hiervan verdienen wellicht een generische erkenning, zoals Cymophyllus.

Over de natuur van de utriculus zijn in de botanische literatuur wel een aantal theorieën verkondigd; de voornaamste worden uitvoerig besproken door o.a. CARUEL (1867: 104-107), HOLM (1896: 215-216), SMITH & FAULKNER (1976: 55-56),... en hoeven bijgevolg hier niet opnieuw te worden uiteengezet. Volgens de hypothese van KUNTH (1835) die nu zo goed als algemeen wordt aangenomen, wordt het vr bloemetje geaxilleerd door een bijzonder gevormd profyl, dus de eerste adaxiale gluma of bractea van een laterale as, zelf in de oksel van een bractea. Omdat enkele auteurs deze interpretatie toch nog betwisten, zetten we even een aantal argumenten op een rijtje.

- 1) In Carex subgenus Indocarex lijkt bij iedere soort de profyl-bractea bijzonder goed op de profyl-gluma, niet zelden is ze daarenboven nog fertiel, want ze axilleert een vr bloemetje.



- 2) Semofyletische overgangsvormen tussen de gesloten utriculus van Carex en Uncinia en de open, duidelijk profylachtige glumae van sommige Kobresia- en Schoenoxiphium-soorten worden bij deze laatste genera aangetroffen (KÜKENTHAL 1909: 28-67).
- 3) SNELL (1936: 286) heeft gewezen op de bijzondere gelijkenissen die bestaan tussen een bladschede, een gewoon profyl en een Carex-utriculus; uitzonderlijk is zelfs de mediane vaatbundel min of meer ontwikkeld waargenomen tussen de twee sterke laterale nerven, in Carex aurea Nutt.
- 4) Bij alle Cyperaceae met driekantige vruchtjes zijn die op een welbepaalde manier georiënteerd t.o.v. de as van het aartje en de dragende gluma, nl. een vlakke zijde naar de rachilla en de tegenoverstaande rib naar het midden van de gluma gekeerd. Meestal wordt deze positie ook bij de Cariceae gehandhaafd: door zijn stand wijst het vruchtje de utriculus aan als zijn dragende gluma.
- 5) CARUEL (1867: 108, pl. 8), BAILLON (1893: 1097-1098), BARNARD (1957: 123-125, fig. 22), SCHULTZE-MOTEL (1959a: 140-147), SMITH (1966: 482-483, fig. 14, pl. 2D) en SMITH & FAULKNER (1976: 64-66, fig. 4) hebben de vroegste ontwikkelingsstadia van het vr Carex-aartje gevolgd; hun waarnemingen bevestigen de axillaire positie van het vruchtbeginnsel t.o.v. de profyl-gluma.

Tegenstanders van de voornoemde hypotese hebben echter ook hun argumenten, die we hier nu zullen aanhalen en pogen te ontzenuwen.

- 1) Anatomische waarnemingen op overlangse doorsnede doorheen volwassen Uncinia-aartjes tonen aan dat de takvaatbundel linea recta naar het vruchtje loopt, die naar de rachilla lijkt er een aftakking van (KUKKONEN 1967b). EITEN (1976a: 97, 109) wijst terecht op de zwakheid in deze redenering: volwassen structuren zijn niet bruikbaar om het primaire vaatbundelverloop te rekonstrueren, en dit is achteraf ook toegegeven door KUKKONEN & TIMONEN (1979: 174-175).
- 2) Voor een aantal Carex- en Kobresia-soorten is de werkelijke oriëntatie van het vruchtje verschillend van wat we zouden verwachten, ze liggen nl. met een vlakke zijde tegen de aar-as, dus met een hoek tegen het midden van de dragende bractea. Bij nader onderzoek kunnen we deze gevallen in twee groepen opsplitsen:

\* Het vruchtje is min of meer slank gesteeld; dit steeltje met het soms nog aanwezige rachillarudiment staat aan de basis volgens de hypotetische oriëntatie, maar vertoont hogerop torsie waardoor het vruchtje zelf niet

meer volgens verwachting is georiënteerd; dit verschijnsel wordt wellicht in de hand gewerkt doordat het vruchtje op die manier ruimtelijk gezien een gunstiger positie tussen aaras en bractea kan innemen.

- \* Een aantal vruchtjes is helemaal niet gesteeld en daar is de torsie niet meer waarneembaar, maar tijdens de ontwikkeling kan dit draaiingsproces worden gevolgd (MEEUSE, pers. komm.).

- 3) Een ander merkwaardig verschijnsel kunnen we bij alle Uncinia-soorten (uitgezonderd één) waarnemen: een van de laterale utriculusnerven is verschoven van een adaxiale zijde naar de linker- of rechterflank, het vruchtje en de rachilla hebben blijkbaar deze beweging gevolgd; dit betekent dat het vruchtje met een rib naar het midden van het profyl blijft wijzen, i.c. daar een rib vormt, en dus met een vlakke zijde bij de rachilla staat. De vreemde eend in de bijt, de enige soort die dit opvallende fenomeen niet vertoont en zich "normaal" gedraagt, is opnieuw Uncinia kingii Boott, die hoogstwaarschijnlijk ten onrechte in Uncinia wordt geplaatst (FIG. 8.17.3).

Alles wijst er dus op dat de hoger vermelde hypotese de meeste kansen heeft om als korrekt te worden beschouwd.

Dan is er nog een laatste probleem: de affiniteiten van deze Cariceae met de andere Cyperaceae. Aangezien dit tribus het enige is van de subfamilie Caricoideae, verwijzen we voor een bespreking van de mogelijke verwantschappen naar de subfamilie zelf (deel 7E).

## 17.1. Kobresia Willd.

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: K. caricina Willd., nom. illeg. (= K. simpliciuscula (Wahl.) Mack.) (BÖRNER 1913: 263)

Dit genus werd beschreven met drie soorten, K. cyperina Willd., K. scirpina Willd. en K. caricina Willd., met veelzeggende namen. De eerste soort blijkt identiek met Cyperus hermaphroditus (Jacq.) Standl., de tweede is conspecifiek met Elyna spicata Schrader, de oorspronkelijk enige en dus typesoort van dat genus, waardoor K. caricina Willd. impliciet als lectotype is aangeduid en later inderdaad door BÖRNER (l.c.) als zodanig wordt gemerkt.

Uit tabel 8.17.2 blijkt dat Kobresia s.l. binnen de Cariceae een moeilijk te omschrijven of in te delen taxon vormt, dat inderdaad op zeer verschillende wijzen is ingedeeld. KOYAMA (1961: 79) heeft alle te bespreken taxa (incl. Schoenoxiphium) in een Kobresia s.l. ondergebracht, MORA OSEJO (1966: 291) ging verder en onderscheidde slechts een genus Carex s.l., waarin alle hier erkende Caricoideae-genera werden samengebracht.

Veel heeft te maken met de zeer variabele bloemgestel- en utriculusbouw binnen een genus, en de eveneens grote variabiliteit van de geslachtsverdeling over het bloemgestel binnen de soort. Precies deze kenmerken zijn vroeger als criteria genomen bij het omschrijven van de genera; vandaar natuurlijk de opvallende verschillen die tussen de diverse gepubliceerde systemen voorkomen (KERN 1958: 786-795). De genera uit deze tabel worden nu eerst kort besproken, met hun typesoort en differentiërende kenmerken.

#### a) Kobresia Willd.

Lectotype: zie boven

Hiertoe worden oorspronkelijk alle Cariceae gerekend die om een of andere reden niet in Carex konden worden opgenomen, meestal omwille van een min of meer open utriculus, of waarbij een goed ontwikkelde rachilla voorhanden was, eventueel met glumae die een m bloemetje axilleerden.

Tabel 8.17.2 : Een vergelijking van vroegere en recente indelingen van Kobresia s.l.

Deze studie	CLARKE 1883	CLARKE 1908a	KÜKENTHAL 1909	BÖRNER 1913	KOYAMA 1961
<b>Kobresia</b>	<b>Kobresia</b>	<b>Kobresia</b>	<b>Kobresia</b>	<b>Kobresia</b>	<b>Kobresia</b>
	sg. Simplices	sg. Elyna	sg. Elyna	sg. Elyna	
	sg. Compositae	sg. Kobresia	sg. Kobresia	sg. Kobresia	
(Blysmocarex)					
= <b>Kobresia</b>		sg. Pseudokobresia	sg. Pseudokobresia	sg. Pseudokobresia	
	<b>Hemicarex</b>	sg. Hemicarex	sg. Hemicarex	<b>Holmia</b>	
	sg. Simplices				
	sg. Compositae	sg. Laxae		<b>Hemicarex</b>	
<b>Schoenoxiphium</b>	<b>Schoenoxiphium</b>	<b>Schoenoxiphium</b>	<b>Schoenoxiphium</b>	<b>Schoenoxiphium</b>	
	sg. Vaginatae				
	sg. Evaginatae			<b>Archaeocarex</b>	

b) Elyna Schrad. (= Kobresia)

Type: E. spicata Schrad., nom. illeg. (= K. bellardii (All.) Degl.)

Deze soort is herhaaldelijk als type voor Kobresia aangeduid (o.a. MACKENZIE 1931: 4; KOYAMA 1961: 79), ten onrechte, vermits ze reeds veel vroeger als typesoort voor Elyna had gefungeerd. Wat later is, gebaseerd op dezelfde soort (sub F. caricoides Wulfen, nom. illeg.) nog een ander monotypisch genus gepubliceerd, Froelichia Wulfen, dat dus naast een taxonomisch synonim van Elyna, ook nog een jonger homonym is van Froelichia Moench (Amaranthaceae).

Enige soorten die door hun utriculus- en rachillavorm wel in Kobresia konden worden ondergebracht, maar als bloemgestel een enkelvoudige aar van laterale vr aartjes met daarboven een terminaal m aartje bezaten, die zijn een tijdlang en zelfs nog vrij recent, als Elyna onderscheiden van Kobresia. Deze scheiding is reeds vroeg in twijfel getrokken, en werd slechts sporadisch en vooral in floristische werken aangehouden.

c) Schoenoxiphium Nees

Type: S. capense Nees, nom. illeg. (= S. lanceum (Thunb.) Kuk.)

Bijna al deze soorten bezitten als bloemgestel een (herhaald) samengestelde aar; de laterale aartjes zijn bijna altijd 2sl, hun rachilla is bijzonder goed ontwikkeld, alle terminale aartjes zijn m. Vooral de goed uitgegroeide rachilla van de 2sl aartjes, (bijna) even lang als het min of meer open profyl, en breed met een vaak gecilieerde rand, die heeft een rol gespeeld bij het maken van een onderscheid tussen Kobresia en Schoenoxiphium. Zoals echter opgemerkt door KERN (1974: 752-753) gaan deze kenmerken niet goed op voor het gewenste doel. Daarom is hier gepoogd om ook andere eigenschappen in de sleutel in te bouwen.

Hoewel dit taxon moeilijk is af te bakenen t.o.v. Kobresia, is hier toch de afzonderlijke generische status en bespreking aangehouden; hierbij volgen we de mening van KUKKONEN (1978 & 1983), die terecht stelt dat noch opsplitsing in 'kleine' genera, noch versmelting tot een groot genus momenteel voordelen biedt t.o.v. de klassieke behandeling bij KÜKENTHAL (1909).

d) Hemicarex Benth. (p.p. = Kobresia, p.p. = Schoenoxiphium)

Type: niet aangeduid.

Zoals opgevat door BENTHAM (1881a: 367 & 1883: 1072), d.w.z. inclusief Schoenoxiphium capense Nees, is deze naam illegitiem, precies door het insluiten van de typesoort van een vroeger beschreven en legitiem genus. Wanneer CLARKE (1883: 382) expliciet alle Afrikaanse soorten uitsluit, zou in feite dit bezwaar zijn opgeheven, maar m.i. voorzien de huidige nomenklatuurregels niet in een dergelijke correctie, en lijkt deze naam tot de illegitimititeit veroordeeld.

Hemicarex is ten andere een onvoldoende gefundeerd taxon, dat enige soorten omvatte die zeer goed op Carex leken, maar met een niet volkomen gesloten utriculus, en een rachilla die bijna de helft van de lengte van het vruchtje kan bereiken. Een dergelijke omschrijving heeft, zo blijkt nu, een zeer onnatuurlijke groepering tot gevolg. Met een zeer beperkte inhoud is deze naam nog door KÜKENTHAL (1909: 34, 38-39) gebruikt om een sectie binnen Kobresia aan te duiden, m.i. ten onrechte.

e) Holmia Börner (= Kobresia)

Type: K. seticulmis Böck.

Uit de vrij oppervlakkige studie van BÖRNER (1913: 262) kunnen we onthouden dat dit genus als een afsplitsing uit Kobresia werd opgericht voor een soort (soorten?) met als bloemgestel een enkelvoudige aar, een open utriculus en een matig ontwikkelde rachilla van de vr aartjes.

f) Archaeocarex Börner (= Schoenoxiphium)

Type: Schoenoxiphium rufum Nees

Dit genus kan bondig worden omschreven als een afsplitsing uit Schoenoxiphium met soorten die laterale 2sl aartjes met een min of meer gesloten utriculus bezitten, waar het m deel van het aartje (op de rachillatop) bovenuit komt. Zoals LEVYNS (1945) kon aantonen, is een vrijwel continue reeks te maken van dergelijke soorten naar andere met gereduceerde m delen tot soorten met 1-slachtige aartjes.

g) Blysmocarex Ivanova, nom. nud. (= Kobresia)Type: B. macrantha (Böck.) Ivanova

Het feit dat deze naam zonder beschrijving is gepubliceerd en in een Russisch tijdschrift bij het begin van de Tweede Wereldoorlog (IVANOVA 1939: 502), zal er wel voor gezorgd hebben dat dit monotypisch genus vaak over het hoofd is gezien. Nochtans hadden reeds CLARKE (1894a: 699) en KÜKENTHAL (1909: 50) het wat bijzondere karakter van deze plant opgemerkt. Als enige soort in Kobresia bezit ze een kruipend, stolonenvormend rizoom met geïsoleerde stengels, en vr bloemetjes met een konstant dimeer gynoecium, dit laatste zeer zeldzaam in Kobresia.

De Kobresia-problematiek kan eigenlijk niet worden samengevat zonder verlies aan belangrijke gegevens. In feite is het aangewezen om uit dit complex soort voor soort te behandelen, met de nadruk op de soms ontstellende variabiliteit, kwantitatief en kwalitatief, inzake de vertakkingen van het bloemgestel. Dit was in het kader van deze studie niet te verwezenlijken.

## 2. Algemene gegevens

A. Bloemgestel: (KERN 1958: fig.1-2; TIMONEN 1985: fig.4-5)  
(FIG. 8.17.1)(\*A)

- De hoofdas is vertakt volgens een open NVP; de bracteeën hebben een al of niet gesloten bladschede; profyllen zijn overal aanwezig en goed ontwikkeld, vaak zelfs axilleren ze een vr bloemetje; de zijassen zijn al of niet vertakt en herhalen dan het patroon van de hoofdas. De fertiele profyllen zijn min of meer open.
- De aartjes zijn vr, 2sl of m: vr als op de rachilla slechts een profyl met geaxilleerd vr bloemetje (= tri-meer gynoecium) is ontwikkeld, 2sl als daarnaast hoger op de rachilla ook nog glumae met elk een m bloemetje zijn aan te treffen; m aartjes worden altijd terminaal op hoofd- en zijassen aangetroffen en bestaan uit een aantal spiralig geplaatste glumae elk met een m bloemetje (= 3 meeldraden).
- Het vruchtje is meestal normaal georiënteerd, slechts bij K. myosuroides (Vill.) Fiori en K. nitens C.B. Clarke bleek het overwegend -maar niet altijd- gedraaid (zie Cariceae-bespreking).

Besluit: Carex-type.

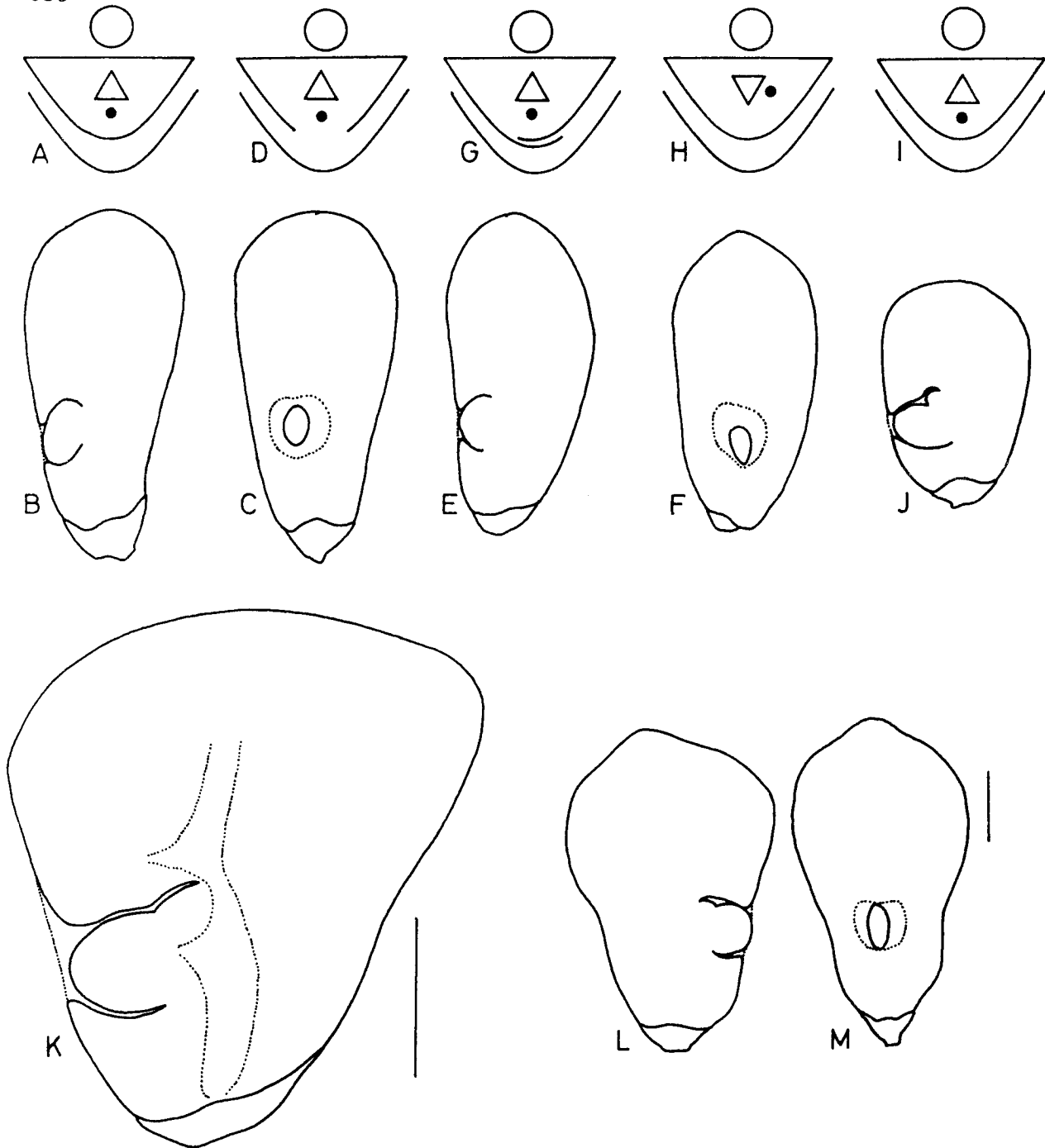


FIG. 8.17.1

*Kobresia capillifolia* (Decne.) C.B. Clarke -A: vr aartje, bovenzicht. -B: embryo, sagittaal. -C: id., frontaal. (A: Bor 112, K; B-C: naar VAN BERGEN 1977: fig. 47).

*K. kobresioidea* (Kük.) -D: vr aartje, bovenzicht. -E: embryo, sagittaal. -F: id., frontaal. (D: van Steenis 8625, L; E-F: o.c.: fig. 44).

*K. nepalensis* (Nees) Kük. -G: vr aartje, bovenzicht. (G: Bor 469, K).

*K. nitens* C.B. Clarke -H-I: vr aartjes, bovenzicht. (H-I: Stewart 22072, K).

*K. pygmaea* C.B. Clarke -J: embryo, sagittaal. (J: o.c.: fig. 45).

*K. bellardii* (All.) Degland. -K: embryo, sagittaal. (K: Meebold s.n., 1928, K).

*K. simpliciuscula* (Wahl.) Mack. -L: embryo, sagittaal. -M: id., frontaal. (L-M: o.c.: fig. 48).



## 17.1. Kobresia

B. Embryo: (VAN BERGEN 1977: 49-52, fig. 45-48; GOETGHEBEUR 1981a: fig. 11-13) (FIG. 8.17.1)

- De omtrek is breed obovaal tot obtrullaat.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, b2 weinig of niet, lateraal;  
- wk is goed ontwikkeld, weinig ingezonken, basaal.
- Frontaal: - ks is ellips- tot spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 164).
- METCALFE (1971: 320-324, fig. 43, A-E).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- K. capillifolia (Decne.) Clarke: Bor 112, India (K)
- K. curvata (Boott) Clarke: Bor 462, India (K)  
Bor 476, ibid. (K)
- K. duthiei Clarke: Bor 887, India (K)  
Drummond 2092, India (K)
- K. fragilis Clarke: Soulié 731, Tibet (K)
- K. kobresioidea (Kük.) Kern:  
van Steenis 8625, Sumatra (L)
- K. laxa Nees: Clarke 28412, India (K)
- K. macrantha Böck.: Schlagintweit 2340, Nepal (L)
- K. myosuroides (Vill.) Fiori:  
Meebold s.n., 1921, Oostenrijk (K)  
Sandwith 4309, Spanje (K)
- K. nepalensis (Nees) Kük.: Bor 469, India (K)
- K. nitens Clarke: Stewart 22072, India (K)
- K. pygmaea (Clarke) Clarke: Lepcha 239, Nepal (K)
- K. schoenoides Böck.: Duthie 11852, India (K)
- K. simpliciuscula (Wahl.) Mack.:  
Calder 2202, Canada (K)  
Senay 4348A, Frankrijk (K)
- K. uncinoides (Boott) Clarke: Bor 602, India (K)

### 3. Aanvullende gegevens

#### A. Bloemgestel:

- In een bijzonder interessante detailstudie van het Kobresia-bloemgestel kon TIMONEN (1985) aantonen dat de drie vertakkingstypes in de bloeiregio niet fundamenteel van elkaar verschillen en door eenvoudige reductie van de extremiteiten in elkaar kunnen overgaan: complexe 2sl vertakking, enkelvoudige 2sl vertakking, enkelvoudige vr vertakking.
- Verder kon ze de waarnemingen van o.a. DUMAN (1956) bevestigen, die bij diverse Kobresia-soorten 2 laterale perianthdelen had aangetroffen. Maar nog meer 'afwijkingen' zijn door haar waargenomen, nl. het voorkomen van abnormale 2sl bloemetjes, met een vrijwel normaal ontwikkeld gynoecium, omgeven door drie normaal ontwikkelde meeldraden, elk gelegen min of meer t.h.v. een vruchtrib. De vermelde "perianthdelen" zijn wellicht eerder met meeldraden te homologiseren (zoals de "cupula" bij de Sclerieae).

#### B. Embryo: —

#### C. Vegetatieve anatomie: —

### 4. Bespreking

Uit de aanwezigheid van 1) uitsluitend eenslachtige bloemetjes en van 2) fertiele profyllen, dragers van de vr bloemetjes, blijkt de korrekte positie in de Cariceae. Over de vroegere verwarring met Trilepis is reeds een en ander verduidelijkt door o.a. RAYNAL (1963: 250-253, pl. 2) en voor nadere details wordt verwezen naar de bespreking van Trilepis (genus 14.1.).

Zoals reeds uitvoerig door KERN (1958: 786-795 & 1974: 752), KOYAMA (1961: 79-80), MORA OSEJO (1966: 291), SMITH & FAULKNER (1976: 71-75) is geargumenteed, kunnen Kobresia en Schoenoxiphium bloeimorfologisch niet eenvoudig worden afgeleid, en slechts gekombineerde secundaire verschillen blijken betrouwbaar. Toch wordt hier Schoenoxiphium als genus aangehouden, de redens daarvoor zijn opgesomd onder dat genus.

Blysmocarex is mij onvoldoende bekend, maar lijkt me toch een ongewone afwijking, die een nader onderzoek verdient. De habituele verschillen lijken me evenwel niet van dien aard dat ze voldoende zouden zijn voor generisch onderscheid, zelfs niet in combinatie met het dimeer gynoecium, want ook dimere gynoecia worden bij andere Kobresiae aangetroffen, meestal in bepaalde posities: in profyllen van de laagste vertakkingen in rijkvertakte deelbloemgestellen (TIMONEN 1985: 160).

Embryografisch is Schoenoxiphium als een homogene entiteit te herkennen: de bestudeerde embryo's lijken alle zeer goed op elkaar inzake vorm en ontwikkelingsgraad. Bij Kobresia daarentegen is de situatie enigzins anders, de embryo's zijn onderling niet zo gelijkend, en het geheel lijkt meer op een verzameling van minder verwante taxa, wat ook al uit de grote variabiliteit van de bloemgestelstructuur naar voor kwam (CLARKE 1883).

Een verklaring hiervoor lijkt voor de hand liggend: Kobresia s.l. is wellicht te beschouwen als minst geëvolueerd genus van de Cariceae, met relatief weinig gedifferentieerde profyllen, vertakkingstypes die geleidelijk in elkaar overgaan, tweeslachtige aartjes, resten van perianth en zelfs tweeslachtige bloemetjes. We zouden dit genus kunnen zien als de resten van een stam waaruit de verschillende andere genera zijn weggegroeid, vandaar de vastgestelde heterogeniteit in deze verzameling relictuele, doodgelopen zijtakjes (en de talrijke generische synonymen). Meer dan waarschijnlijk dus stelt Kobresia een parafyletisch taxon voor, en in die zin zullen een aantal systematici dit genus verwerpen, de voorkeur gevend aan ofwel het ruime genus Kobresia s.l., ofwel de kleine eenheden, als Elyna, Hemicarex, Holmia,... die evenwel eerst moeten worden gezuiverd van ook hun heterogene elementen. Ondertussen zal reeds duidelijk zijn geworden dat hier parafyletische groepen wel als taxonomische werkeenheden worden aanvaard, bijgevolg, ook Kobresia verkeert voorlopig in dat geval.

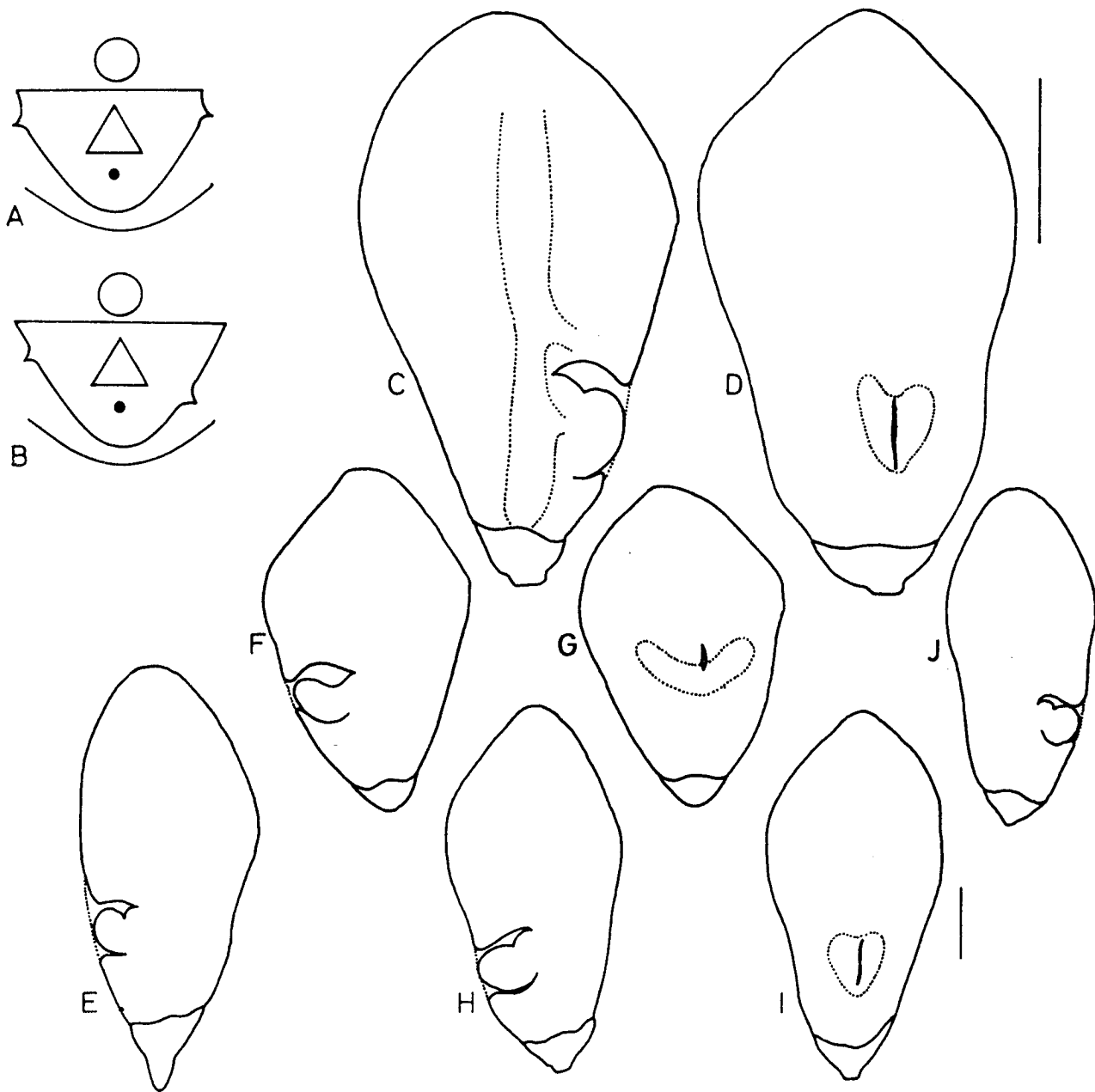


FIG. 8.17.2

Schoenoxiphium Nees -A-B: vr aartjes, bovenzicht (algemeen).

S. sparteum (Wahl.) C.B. Clarke -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (C-D: naar VAN BERGEN 1977: fig. 40).

S. ecklonii Nees -E: embryo, sagittaal. (E: o.c.: fig. 43).

S. lehmannii (Nees) Steud. -F: embryo, sagittaal. -G: id., frontaal. (F-G: o.c.: fig. 41).

S. rufum Nees -H: embryo, sagittaal. -I: id., frontaal. (H-I: o.c.: fig. 38).

S. lanceum (Thunb.) Kük. -J: embryo, sagittaal. (J: o.c.: fig. 39).

## 17.2. Schoenoxiphium Nees

---

### 1. Taxonomie

Type: S. capense Nees, nom. illeg. (= S. lanceum (Thunb.) Kük.)

Voor een algemene situering kan worden verwezen naar dit punt onder het vorige genus, waar de diverse generische synonymen van dit kluwen worden gepresenteerd.

Hier kan nog een korte fytogeografische beschouwing worden toegevoegd. Dit genus blijkt nl. beperkt tot zuidelijk Afrika (waar het zijn sterkste ontwikkeling kent), de Oostafrikaanse gebergten, en Madagascar. Even is een Sumatraanse soort ook tot dit genus gerekend, beschreven onder de veelzeggende naam S. kobresioideum (KÜKENTHAL 1940c: 312-313), maar al gauw blijkt dat KÜKENTHAL zich te veel heeft laten leiden door een enkel aspekt (rachillabouw). KERN (1958: 786-795) belicht dit probleem uitvoerig en komt tot het besluit dat "das letzte Verbindungsglied" (KÜKENTHAL 1940c: 313) eigenlijk tot Kobresia moet worden gerekend. Daarbij wordt het probleem aangeraakt van de al of niet bestaande generische grens tussen beide genera, maar omwille van het beperkte opzet van zijn studie, wordt door KERN geen definitief oordeel uitgesproken.

### 2. Algemene gegevens

A. Bloemgestel: (LEVYNS 1945: fig. 1; KUKKONEN 1983: fig. 1)  
(FIG. 8.17.2)(\*A)

- De hoofdas is vertakt volgens een open NVP; de bracteeën hebben een al of niet gesloten bladschede; profyllen zijn altijd aanwezig, goed ontwikkeld en vaak fertiel, een vr bloemetje axillerend.
- De zijassen zijn meestal vertakt (uitz. S. filiforme), en herhalen dan het patroon van de hoofdas. De fertiele profyllen zijn min of meer open.
- De aartjes zijn 2sl, vr of m, helemaal gelijk aan de situatie bij Kobresia, hoewel de tweeslachtigheid hier vaak meer uitgesproken is.

## 17.2. Schoenoxiphium

- Het vruchtje en de rachilla hebben hun oorspronkelijke positie t.o.v. profyl en bractea gehandhaafd, bij alle bestudeerde specimens. Het profyl omsluit het vruchtje zeer nauw, en beide laterale, sterkere nerven liggen bijgevolg t.h.v. de twee postero-laterale zijden.

Besluit: Carex-type.

B. Embryo: (VAN BERGEN 1977: 35-39, fig. 38-44; GOETGHEBEUR 1981a: fig. 14-18) (FIG. 8.17.2)

- De omtrek is obtrullaat tot smal obovaal.
- Sagittaal: - b1 is goed en b2 weinig ontwikkeld, lateraal;  
- wk is goed ontwikkeld, niet of weinig ingezonken, basaal.
- Frontaal: - ks is ellipsvormig tot spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 163-164).
- CHERMEZON (1937: 272).
- METCALFE (1971: 438-443, fig. 58, C-G).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- S. caricoides Clarke: Huntley 324B, Zuid-Afrika (K)
- S. filiforme Kük.:  
Goetghebeur 4560, Zuid-Afrika (GENT)  
Killick 1797, ibid. (K)
- S. lehmannii (Nees) Steud.:  
Bogdan 3395, Kenya (K)  
Goetghebeur 4445, Zuid-Afrika (GENT)
- S. rufum Nees: Dieterlen 759, Zuid-Afrika (K)
- S. schimperianum (Boeck.) Clarke:  
Schlieben 3544, Zuid-Afrika (BR)
- S. sparteum (Wahl.) Clarke:  
Devenish 1421, Zuid-Afrika (K)  
Drummond & Hemsley 2506, Tanzania (K)  
Goetghebeur 4461, Zuid-Afrika (GENT)
- S. thunbergii Nees: Parker 4232, Zuid-Afrika (K)

### 3. Bespreking

Zoals voor Kobresia staan ook hier de nauwe affiniteiten met Carex boven alle twijfel. Het probleem ligt duidelijk meer in het definiëren van goede generische grenzen t.o.v. zijn verwanten.

Door het bezit van min of meer oorspronkelijk gevormde profyl-glumae ("utriculi"), van 2sl aartjes, pluimvormig vertakte bloemgestellen kunnen we als zeer waarschijnlijk stellen dat deze eerste twee genera dicht bij de Cariceae-grondvorm staan dan Carex en Uncinia met hun gesloten utriculi, afwezige of gevormde rachillae, en aarvormige of zelden pluimvormige bloemgestellen.

De vraag is nu of Kobresia en Schoenoxiphium een en dezelfde oorsprong hebben gekend, of onafhankelijk van elkaar uit de Cariceae-voorouders geëvolueerde plantengroepen voorstellen. Schoenoxiphium is beperkt tot het zuidelijk deel van het Afrikaanse continent met enkele uitstralingen naar de Oostafrikaanse hooglanden en gebergten en naar Madagascar. Kobresia kent een duidelijke holarctische verspreiding, met één vertegenwoordiger op de Sumatraanse bergen.

Persoonlijk meen ik dat zowel Schoenoxiphium als Kobresia onafhankelijk van elkaar zijn ontstaan, in die zin dat ze weliswaar een gemeenschappelijke voorouderlijke groep hebben gehad, maar sinds hun evolutionaire opgang hieruit en dus wederzijdse isolatie niet meer met elkaar in contact zijn geweest. Uit de relatief geringe verschillen die we nu vaststellen, en de vrijwel continue morfologische reeksen binnen elk genus, kan misschien worden besloten dat de huidige vertegenwoordigers van deze groep van relatief recente datum zijn, zodat de Caricoideae als een relatief jonge groep kunnen worden beschreven. De andere mogelijkheid, een trage evolutie, is evenwel niet uit te sluiten, vermits de meeste Caricoideae in venige of boreale milieus groeien, waar speciatie en evolutie algemeen veel trager verlopen dan onder droge, warme omstandigheden.

Tot besluit kan worden gesteld dat het behoud van Schoenoxiphium als zelfstandig genus vooreerst kan worden verantwoord (embryografisch en fytogeografisch homogeen), maar tweedens ook moet worden verkozen boven het insluiten in een Kobresia s.l., waardoor deze reële Afrikaans-Malagasische entiteit veel minder opvallend zou worden. Het komt eigenlijk hierop neer dat we, zoals op veel plaatsen in deze studie, het voordeel van de twijfel laten gelden: zolang niet duidelijk de ongegrondheid kan worden aange-toond, blijven we "erkende", door de tijd en het gebruik gesanctioneerde genera erkennen.

Tabel 8.17.3 : Een vergelijking van de vroegere en recente indelingen van Uncinia s.l.

Deze studie	CLARKE 1883	CLARKE 1908a	KÜKENTHAL 1909	HAMLIN 1958
(U. kingii) = <b>Carex</b>	<b>Uncinia</b> sect. Stenandrae	<b>Uncinia</b> sect. Patagonicae	<b>Uncinia</b> sg. Pseudocarex Kük.	<b>Uncinia</b> sect. Hemihamatae
<b>Uncinia</b> sect. <b>Uncinia</b>			sg. <b>Uncinia</b> sect. Stenandrae	sect. <b>Uncinia</b> ser. Graciles ser. Macrolepideae ser. Australes ser. Compactae ser. Leptostachyae ser. Ripariae
sect. Platyandrae	sect. Platyandrae	sect. Australes	sect. Platyandrae	sect. Platyandrae ser. Macrotrichae ser. Hamatae ser. Trichocarpae
<b>Carex</b> C. microglochin	sect. Pseudocarex Clarke	<b>Carex</b> C. microglochin	<b>Carex</b> C. microglochin	-



### 17.3. Uncinia Pers.

---

#### 1. Taxonomie

Lectotype: Uncinia australis Pers. nom. illeg. (= U. uncinata (L.f.) Kukk.)  
(lectotypifikatie: PFEIFFER 1871-1875:1529)

De plaatsing van Uncinia in de Cariceae is eigenlijk nooit in vraag gesteld, door het bezit van een bijzondere utriculus rond het vruchtje. Ook de entiteit Uncinia is zelden of nooit betwist, als we afzien van BENTHAM (1873: 123-124) die Carex, Schoenoxiphium en Uncinia en KOYAMA (1961: 80) die Carex en Uncinia verenigden zonder ze een gepreciseerde lagere rang toe te kennen. MORA OSEJO (1966: 291) brengt wel alle Cariceae onder in één genus Carex maar met 4 subgenera waarbij o.a. Uncinia (Pers.) Mora, wat in essentie geen aantasting van de taxonbegrenzing betekent (tabel 8.17.1).

Ook de onderverdeling van het genus (tabel 8.17.3) heeft in de "loop der tijden" geen ingrijpende wijzigingen gekend. Twee grote groepen met als duidelijkste verschil het bezit van ofwel smalle (sectio Uncinia) ofwel brede filamenta (sectio Platyandrae Clarke) zijn steeds erkend. Carex microglochin Wahl. is ooit in Uncinia opgenomen, ten onrechte (zie Carex). Bij Uncinia kingii Boott werden steeds meer afwijkende eigenschappen gevonden, wat voor deze soort tenslotte resulteerde in een status als subgenus Hemiamatae (Haml.) Kukk. (KUKKONEN 1967b: 96).

Slechts 2 genera worden hier in de synonymie opgenomen, Agistron Rafin. en Fusarina Rafin., beide gebaseerd op typische Uncinia-soorten; hoogstens kunnen deze namen voor ev. sectiones worden gerecupereerd, indien al niet voorzien van prioritaire valiede namen...

#### 2. Algemene gegevens

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.17.3)(\*A)

- De bloeistengel draagt een verlengde enkelvoudige aar (open NVP), onderaan in de oksel van bracteae staan laterale vr aartjes ingeplant, bovenaan in de oksel van glumae laterale m bloemetjes.

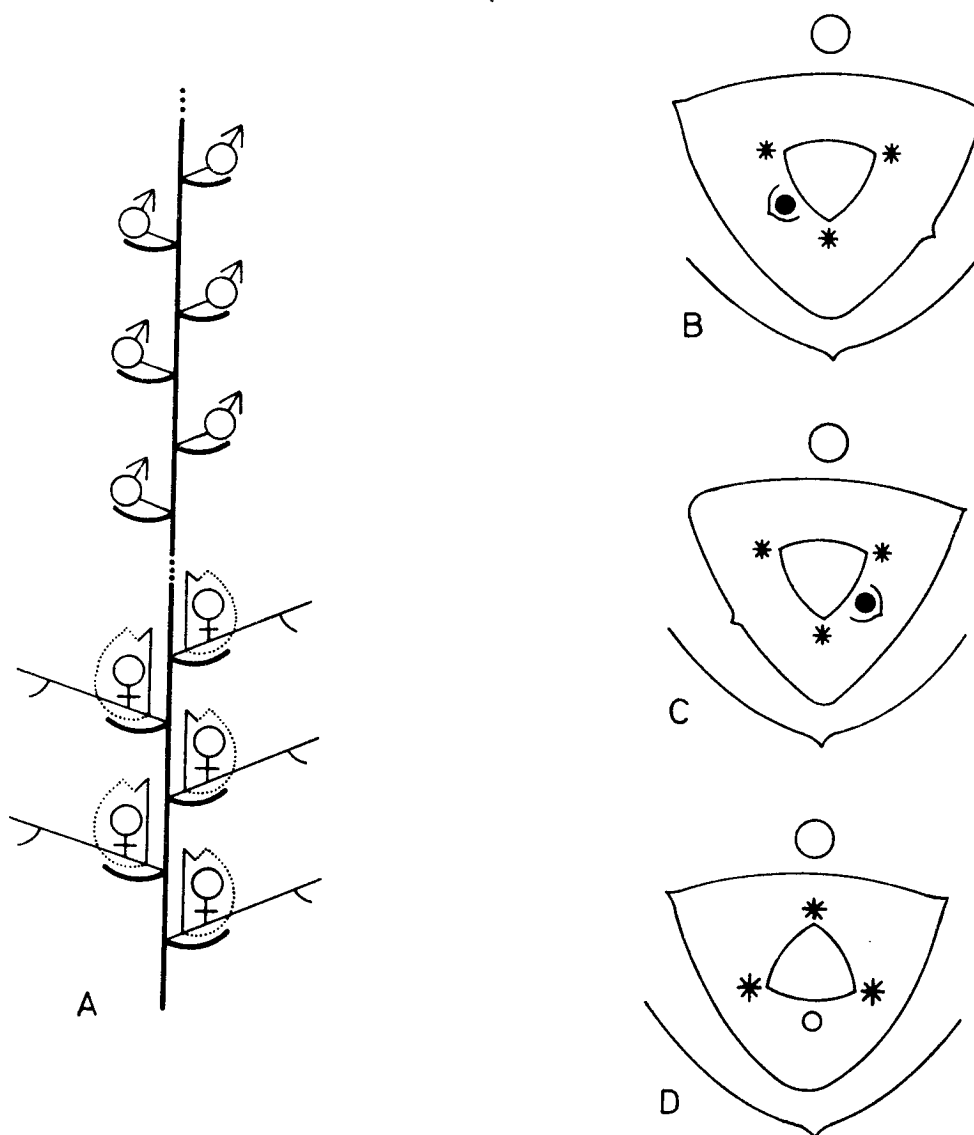


FIG. 8.17.3

*Uncinia* Pers. -A: bloemgestel, zijzicht. -B-C: vr aartjes, bovenzicht (algemeen).

*U. kingii* Boott -D: vr aartje, bovenzicht. (D: King s.n., K).

- Een lateraal vr aartje bestaat uit een rachilla, gedeeltelijk omgeven door een gesloten profyl dat een vr bloemetje axilleert; bij de top draagt de rachilla een haakvormig omgebogen gluma die de rachillatop omhult, uitzonderlijk kan deze gluma een meeldraad axilleren (BENTHAM 1873: 124); de bijzondere stand van profyl, vruchtje en rachilla is behandeld bij de Cariceae-bespreking.
- Een m bloemetje bestaat uit drie meeldraden.
- Een vr bloemetje bestaat uit een driekantig vruchtje aan de basis, t.h.v. de ribben, omgeven door 3 kleine knob- beltjes (KUKKONEN 1967b: 94, fig. I, pl. 6, 9).

Besluit: Carex-type.

B. Embryo: (VAN BERGEN 1977: 64-69, fig. 49-58; GOETGHEBEUR 1981a: fig. 4-7) (FIG. 8.17.3)

- De omtrek is (breed) obovaal, soms met ingebogen flanken.
- Sagittaal: - b1 zeer goed, b2 min of meer goed ontwikkeld, lateraal;  
- wk zeer goed ontwikkeld, half ingezonken, basaal.
- Frontaal: - ks smal ellips- tot spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, zeer goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 164-165).
- KUKKONEN (1967c).
- METCALFE (1971: 533-539, fig. 69 A-E).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

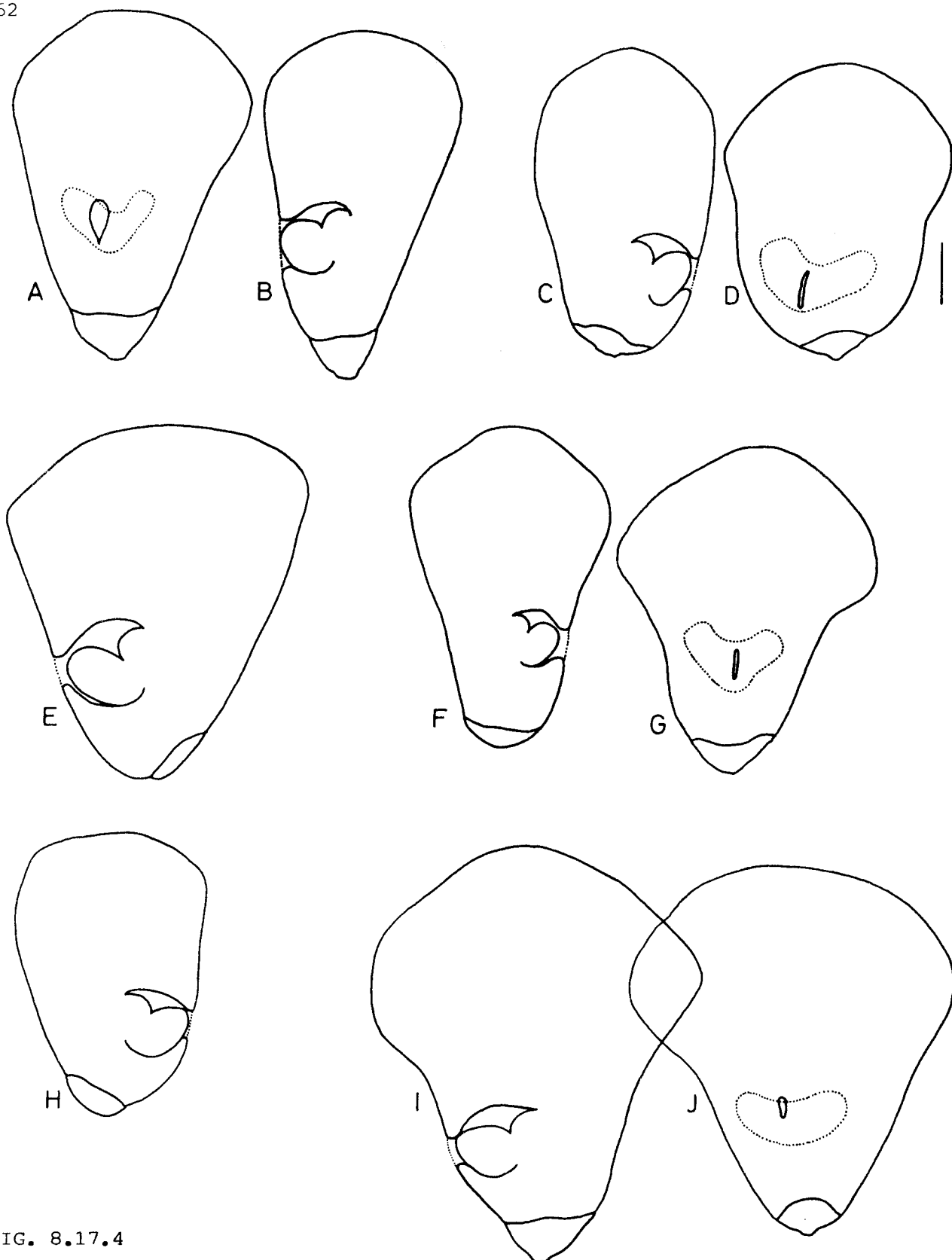


FIG. 8.17.4

*Uncinia distans* Boott -A: embryo, sagittaal. -B: id., frontaal. (A-B: naar VAN BERGEN 1977: fig. 52).

*U. douglasii* Boott -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (C-D: o.c.: fig. 51).

*U. erinacea* Pers. -E: embryo, sagittaal. (E: o.c.: fig. 49).

*U. hamata* (Sw.) Urb. -F: embryo, sagittaal. -G: id., frontaal. (F-G: o.c.: fig. 50).

*U. tenuis* Poepp. -H: embryo, sagittaal. (H: o.c.: fig. 55).

*U. uncinata* (L.f.) Kunth -I: embryo, sagittaal. -J: id., frontaal. (I-J: o.c.: fig. 56).

## D. Bestudeerd materiaal:

- U. brevicaulis Thouars:  
Solbrig 3769, Juan Fernandez eil. (K)
- U. caespitosa Boott: Cooke 1108, Nieuw-Zeeland (K)
- U. clavata (Kük.) Hamlin:  
Hamlin 551, Nieuw-Zeeland (K)
- U. compacta R.Br.: Johnson NSW 19618, Australië (L)
- U. debilior F.v.Muell.: Green 1605, Lord Howe eil. (K)
- U. erinacea (Cav.) Pers.: Ball s.n., 1890, Chili (K)
- U. ferruginea Boott:  
Colenso s.n., 1890, Nieuw-Zeeland (K)
- U. filiformis Boott:  
Wall s.n., 1921, Nieuw-Zeeland (K)
- U. fuscovaginata Kük.: Arkayne 7792, Nieuw-Zeeland (K)
- U. kingii Boott: King s.n., 1826-1830, Chili (K)
- U. leptostachya Raoul: Cooke 1133, Nieuw-Zeeland (K)
- U. macloviana Gaud.: Kuntze 131bis, Chili (K)
- U. multifaria Nees: Cuming 44, Chili (K)
- U. purpurata Petrie:  
Colenso s.n., 1897, Nieuw-Zeeland (K)
- U. rubra Boott: Wall s.n., 1919, Nieuw-Zeeland (K)
- U. rupestris Raoul: Cooke 1146, Nieuw-Zeeland (K)
- U. subtrigona Nelves: Clemens 29004, Borneo (L)
- U. tenella R.Br.: Burbidge 2998, Tasmanië (L)  
Johnson NSW 74397, ibid. (K)
- U. tenuis Poepp.: Buchtien s.n., Chili (L)
- U. uncinata (L.f.) Kük.: Ralph 26, Nieuw-Zeeland (K)

## 3. Aanvullende gegevens

## A. Bloemgestel:

- Uncinia kingii Boott, een zuidelijke soort uit Tierra del Fuego, wijkt van het beschreven model af in een hele reeks kenmerken:
  - 1) aar kort, hoofdjesachtig gedrongen,
  - 2) aartjes uitzonderlijk klein,
  - 3) vruchtje niet gedraaid t.o.v. het axillerend profyl,
  - 4) profylnerf niet lateraal verschoven,
  - 5) rachillatop zonder grote omgebogen gluma, rachilla zelf (wat) gebogen en top omhuld door een aantal zeer kleine glumae.

## B. Embryo:

- Uncinia kingii vertoont eveneens afwijkende embryografische kenmerken, nl. de ellipsvormige omtrek met spits kotyl lijkt duidelijk verschillend van het gewone embryotype. Evenwel zijn slechts jonge embryo's uit onrijpe vruchtjes bestudeerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- Eveneens voor U. kingii heeft KUKKONEN (1967c: 538, fig. 54, 71) een aantal verschilpunten waargenomen, nl. bladeren op doorsnede dik halvemaanvormig, gegroefde stengel, bijzondere vorm van de sklerenchymkap over de middennerf,...

## 4. Bespreking

Binnen de Cariceae waartoe Uncinia overduidelijk behoort, kan voor deze homogene plantengroep met reden een onderscheid op genusniveau worden behouden: er is de goed ontwikkelde rachilla met de haakvormig omgebogen gluma, maar ook de bijzondere positie van de rachilla, één profylnerf en het vruchtje, alle kenmerken die buiten Uncinia nergens worden aangetroffen. De huidige onderverdeling in sectiones en series kan op grond van de bloeimorfologie en de embryografie niet worden bevestigd noch ontkend.

De merkwaardige U. kingii Boott wijkt in veel opzichten af van de andere soorten, nl. in de vegetatieve anatomie (KUKKONEN 1967c: 538, fig. 54, 71), in de generatieve anatomie (KUKKONEN 1967b: 95-96), in de bloeimorfologie (Aanvullende gegevens) en in de embryovorm (id.). KUKKONEN (1967b: 96) houdt het bij een onderscheid op subgenerisch niveau, vooral omwille van - toch!- een gemeenschappelijk kenmerk met Uncinia s.s., nl. de drie knobbeltjes rond de basis van het vruchtje. Dit is inderdaad een belangrijk argument pro insluiting, maar zelf ben ik toch geneigd om deze soort uit Uncinia te houden, omwille van het ontbreken van een veel groter aantal typisch uncinioides trekken. Vooraleer tot de oprichting van een genus Pseuduncinia over te gaan, lijkt het me wenselijk om meer en beter materiaal van U. kingii te bestuderen. Ook de relatie met bvb. Carex microglochis en verwanten moet zeer nauwkeurig worden nagegaan: bij C. capitata Sol. wordt de rachillatop (die binnen de utriculus blijft) door een kleine gluma omhuld! Zeer waarschijnlijk zal U. kingii bijgevolg in Carex moeten worden opgenomen.

## 17.4. Carex L.

---

### 1. Taxonomie

Lectotype: Carex acuta L. (MACKENZIE 1931: 10)

Door diverse auteurs zijn andere soorten als lectotype voorgesteld, zoals C. pulicaris L. (BRITTON & BROWN 1913: 352), of C. hirta L. (HITCHCOCK & GREEN 1929: 187). Aangezien de Britton-Brown-lectotypifikatie expliciet arbitrair is gebeurd, hoeft deze keuze niet te worden gevolgd (STAFLEU 1978: 8-9). Deze C. pulicaris L. nu kan niet meteen als een zeer typische Carex worden beschouwd (met sterk gereduceerd bloemgestel, en embryo van een afwijkend type), en ze is evenmin in het subgenus Carex, zoals meestal omschreven, opgenomen. Bijgevolg wordt deze chronologisch eerste lectotypifikatie hier niet aanvaard. De tweede lectotypifikatie is eveneens verworpen, om mij niet bekende redens is dit "not an historically acceptable selection" (FARR c.s. 1979: 291). Blijft dus C. acuta L., die hier als lectotype is aangenomen, zoals recent ook door KERN & NOOTEBOOM (1979: 117).

Klassiek komen hier Cariceae terecht die eenslachtige vr of m aartjes bezitten, de vr aartjes elk met een volledig gesloten utriculus, waardoor de zwak of niet meer ontwikkelde rachilla volledig is ingesloten, behoudens in teratologische of anderszins uitzonderlijke gevallen. Carex microglochin Wahl., de enige Carex-soort waarbij de rachilla wel uit de utriculus steekt, is ook wel in Uncinia ondergebracht, o.a. door CLARKE (1883: 401), maar er zijn argumenten om deze soort uit Carex in een afzonderlijk genus te plaatsen. Een bondig overzicht van de synonymie wordt gegeven door KÜKENTHAL (1909: 67-68) en MACKENZIE (1931: 9-10).

Aangezien Carex alle rekords klopt qua aantal synonymen, wordt hier deze lijst zeer kort behandeld, de namen worden chronologisch opgesomd.

De oudste naam Cyperoides Séguier valt helemaal samen met Carex L. (FARR c.s. 1979: 479). Ulva Adanson is een jonger homonym van Ulva L., terwijl Schelhammeria Moench een ouder, maar verworpen homonym is van Schelhammeria R.Br. Vignea P. Beauv. ex Lestib. is een meer bekende naam, gezien ze nu algemeen wordt gebruikt om een subgenus binnen Carex aan te duiden. Triplima Rafin., Trasus S.F. Gray, en dan een rijtje namen van RA-FINESQUE (1840), Anithista, Deweya, Diemisa, Edritria, Facolos,

Forexeta, Itheta, Kolerma, Loncoperis, Loxanisa, Loxotrema, Mel-trema, Neskiza, Olamblis, Olotrema, Onkerma, Osculisa, Physiglochis Necker ex Rafin. en Temnemis zijn alle namen voor genera, die op zwakke gronden berusten, maar ev. voor infragenerische taxa kunnen worden gerecupereerd, indien nodig. Callistachys Heuff., non Ventenat, Genersichia Heuff., Leucoglochin Heuff., Maukschia Heuff. en Psyllophora Heuff. zijn gebaseerd op eenarige Carex-soorten (= subgenus Primocarex), Cryptoglochin Heuff. op een soort uit het subgenus Vignea. Heuffelia Opiz is een substituuтнаam voor Callistachys Heuff., non Ventenat. Vignantha Schur omsluit enige soorten uit subgenus Vignea. Pseudocarex Miq. en Homalostachys Böck. zijn twee monotypische genera. Bitteria, Chionanthula, Dapedostachys, Desmiograstis, Echinochlaenia, Kuekenthalia, Lamprochlaenia, Leptovignea, Limivasculum, Manochlaenia, Proteocarpus, Rhaptocalymma, Thysanocarex en Vignidula zijn alle door BÖRNER (1913: 264-275) beschreven, eveneens op eerder eerder zwakke gronden.

Diplocarex Hayata is beschreven voor een afwijkende vorm van Carex dolichostachya Hayata met 4-6 stijltakken. Vesicarex Steyermark tenslotte is gebaseerd op wellicht gedeeltelijk foutieve waarnemingen en wordt hier na een uitgebreide bespreking ingesloten in Carex (genus 17.4b ).

Een interessant historisch overzicht van de Carex-systematiek en het streven naar fylogenetisch meer verantwoorde systemen, is te vinden bij KÜKENTHAL (1909: 25-27), waar ook een geargumenteerde poging tot synthese wordt ondernomen. KÜKENTHAL (1909: 68) onderscheidt 4 subgenera, in fylogenetische volgorde: Primocarex Kük., Vignea (P. Beauv. ex Lestib.) Kük., Indocarex Baill. en Carex, die hij vooral op grond van bloeikenmerken uiteen kon houden:

- 1) Primocarex : - een enkele terminale aar.
- 2) Vignea : - hoofdas met enkelvoudige of complexe aren,  
 - aren zittend,  
 - aren tweeslachtig,  
 - profyl-bracteae niet of slecht ontwikkeld,  
 - gynoecia dimeer, zelden trimeer.
- 3) Indocarex : - hoofdas met complexe aren, zelden enkelvoudige,  
 - aren kort gesteeld,  
 - aren tweeslachtig,  
 - profyl-bracteae lijken op de utriculi en zijn vaak fertiel,  
 - gynoecia trimeer.



- 4) Carex : - hoofdas met enkelvoudige, zelden complexe aren,  
 - aren meestal lang gesteeld,  
 - aren grotendeels eenslachtig,  
 - profyl-bracteae zijn tere, buisvormig gesloten structuren,  
 - gynoecia tri- of dimeer.

De laatste drie subgenera worden door de meeste auteurs als min of meer natuurlijk beschouwd; een sterk argument hiervoor wordt geleverd door de hybridisatie die kan worden vastgesteld tussen de soorten binnen elk subgenus. Over het eerste subgenus, Primocarex, dat KÜKENTHAL (1909: 26) als meest primitieve zag, is daarentegen een niet aflatende stroom van kritiek verschenen, omwille van het duidelijk onnatuurlijke karakter. Volgens de opposanten (MACKENZIE 1909: 231-232; KRECZETOWICZ 1936: 395-424; NELMES 1951b: 221-225 & 1952a: 427-436; KOYAMA 1962a: 149-150; SMITH & FAULKNER 1976: 54, 68-75) bezitten deze soorten niet de basisvorm, maar daarentegen een sterk gereduceerd bloemgestel, en ze zijn met soorten uit de andere subgenera of eventueel zelfs met soorten uit andere Cariceae-genera meer verwant dan onderling met elkaar. Vandaar dat in recente systemen het subgenus Primocarex is opgeheven en zijn samenstellende soorten zijn verdeeld over diverse sectiones binnen de andere subgenera.

Uit gegevens van verschillende aard blijkt dat het subgenus Indocarex met grote waarschijnlijkheid als primitiefste groep in Carex kan worden aangeduid, o.a. door de relatief geringe differentiatie tussen de aartjes onderling en tussen de profyl-bracteae en profyl-glumae, verder door het overwegend pluimvormig bloemgestel en het areaal dat vooral de Palaeotropis omvat, met een concentratie in Zuidoost-Azië. Hieruit zijn beide andere subgenera onafhankelijk ontstaan,

- 1) Vignea, met behoud van de tweeslachtigheid van de aren en soms pluimvormig (hoewel samengetrokken) bloemgestel, maar met differentiatie van de profyl-bracteae (tot verdwijning!) en dimerisatie van het vr bloemetje, en
- 2) Carex, met in principe behoud van de trimere toestand van het vr bloemetje en van de profyl-bracteae (hoewel niet meer fertiel), maar met differentiatie van het bloemgestel dat meestal trosvormig is en van de aren die meestal eenslachtig zijn.

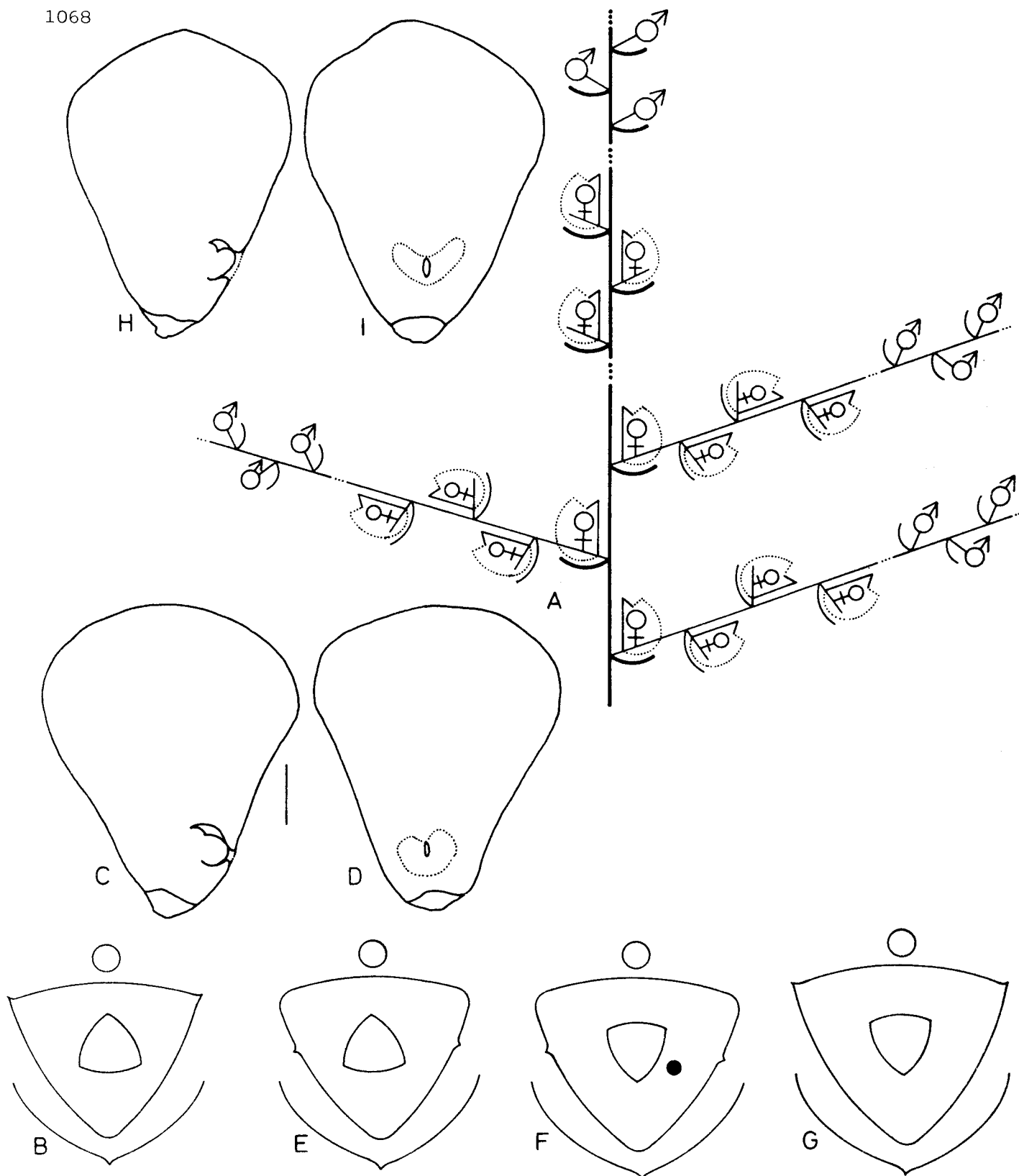


FIG. 8.17.5

Carex L. subgenus Indocarex Baill. -A: algemene structuur van het bloemgestel, zijzicht.

C. indica L. -B: vr aartje, bovenzicht. -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (B-D: Put 1499, K).

C. cruciata Wahl. -E: vr aartje, bovenzicht. (E: Mooney 1058, K).

C. perakensis C.B. Clarke -F: vr aartje, bovenzicht. (Smitinand & Alsterlund 6670A, K).

C. rafflesiana Boott -G: vr aartje, bovenzicht. (G: Lörzing 13791, K).

C. tricephala Böck. -H: embryo, sagittaal. -I: id., frontaal. (H-I: naar VAN BERGEN 1977: fig. 84).

Pogingen zijn ondernomen om het immense genus Carex in kleinere en meer handelbare eenheden te verdelen, maar weinig van deze ondernemingen werden gevolgd. Enkele van de beter bekende afgesplitste genera zijn Cymophyllus (zie aldaar) en Vigneana, dat recent weer door SOJAK (1981: 145-146) is opgenomen, m.i. evenwel zonder goede argumentatie. Dit betekent niet dat voor een erkenning van Vigneana als genus geen redenen kunnen worden aangegeven, integendeel, wellicht is dit taxon een van de beter definieerbare binnen Carex.

Deze situatie doet onvermijdelijk denken aan het andere reuzegenus Cyperus, waarvoor in het verleden en ook recent pogingen zijn ondernomen om homogene entiteiten af te splitsen. Het probleem hierbij is m.i. dat inderdaad verschillen worden genoteerd, er zijn argumenten voorhanden pro splitsing, maar ze zijn niet overduidelijk, en vaak ook door het onvoldoende gekorreleerd zijn met makromorfologische (= eenvoudig herkenbare...) kenmerken worden ze door veel taxonomen en gebruikers als niet-overtuigend ondervonden. Veel hangt hier af van de persoonlijke appreciatie van de reviserende auteur, in dergelijke randgeval- len zal betwisting onvermijdelijk blijven bestaan.

## 2. Algemene gegevens

### 1) subgenus Indocarex Baill.

#### A. Bloemgestel: (FIG. 8.17.5)(\*A)

- Hoofd- en zijassen zijn vertakt volgens een (meestal) open NVP; de laagste bracteae hebben soms een gesloten bladschede; de profyllen zijn alle aanwezig en utriculusachtig ontwikkeld, steriel of fertiel.
- De aren zijn tweeslachtig, met basaal vr aartjes en aan de top een m aartje.
- Een vr aartje bestaat uit een zeer korte rachilla, met een utriculoïd profyl dat een trimeer gynoecium volledig omhult.
- Een m aartje bestaat uit enkele glumae, die meestal elk een m bloemetje met drie meeldraden axilleren.

Besluit: Carex-type.

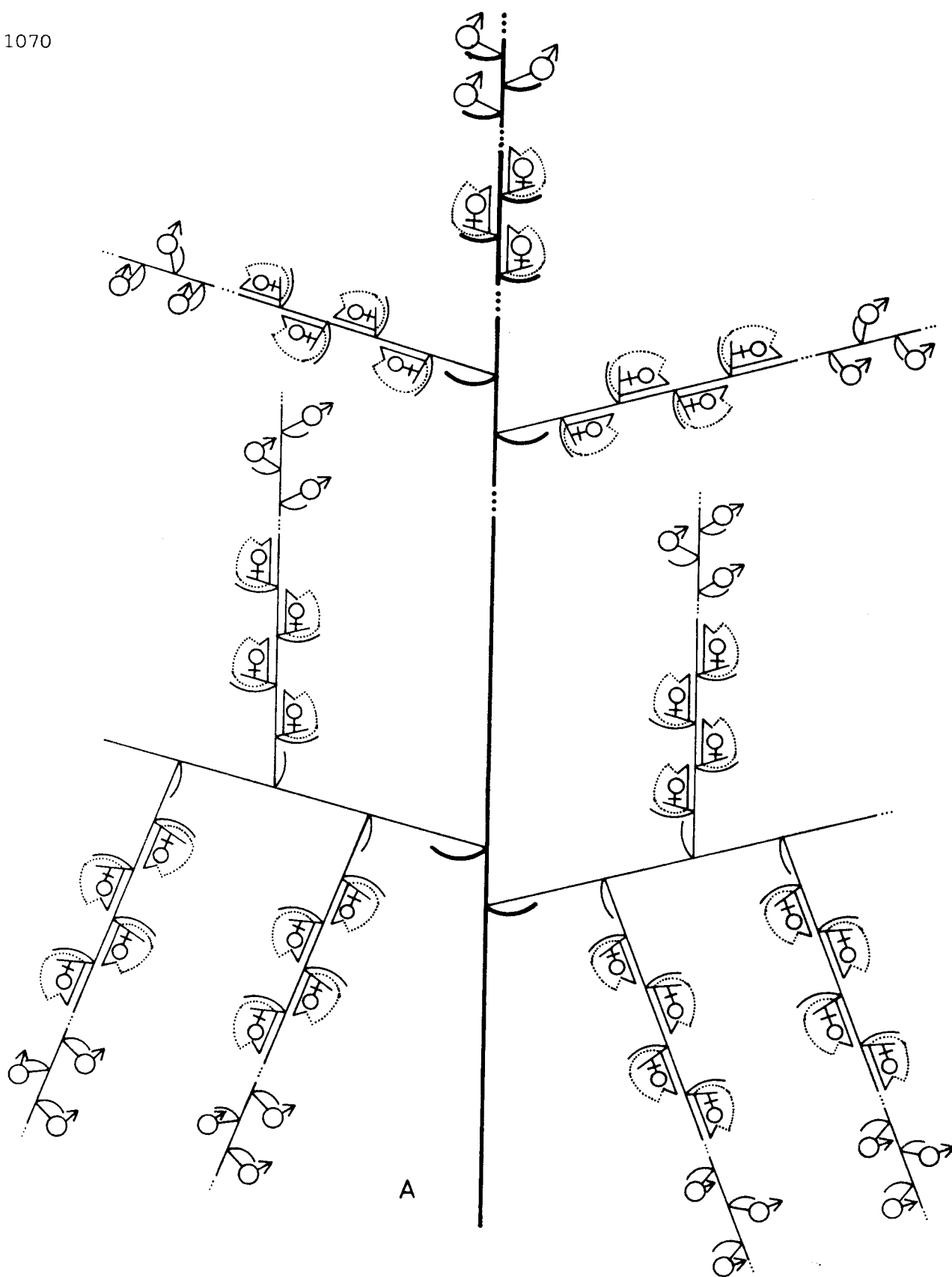


FIG. 8.17.6

*Carex* L. subgenus *Vigneia* (P. Beauv.) Kük. -A: algemene structuur van het bloemgestel, complexe vorm, zijzicht.

B. Embryo: (VAN BERGEN 1977: 99-102, fig. 81-84; GOETGHEBEUR 1981a: fig. 1) (FIG. 8.17.5)

- De omtrek is obovaal met ingebogen flanken, het kotyl is wat verbreed.
- Sagittaal: - b1 is goed en b2 weinig ontwikkeld, lateraal;  
- wk is goed ontwikkeld, basaal.
- Frontaal: - ks is smal ellipsvormig tot spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, goed gedifferentieerd.

C. Vegetatieve anatomie:

- PFEIFFER (1927a: 165-167, fig. 152-168 p.p.).
- CHERMEZON (1937: 274).
- METCALFE (1971: 107-140, fig. 17-20 p.p.).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- C. baccans Nees:  
Ma-Mun 32621, Maleisisch Schiereil. (K)
- C. chlorosaccus C.B. Clarke:  
Auquier 2489, Rwanda (GENT)
- C. cruciata Wahl.: Mooney 1058, India (K)
- C. echinoclœ Kuntze: Auquier 2039, Rwanda (GENT)
- C. helferi Böck.: Kerr 17227, Thailand (K)
- C. hypolytroides Ridl.: Bünnemeyer 9820, Sumatra (K)
- C. indica L.: Put 1499, Thailand (K)
- C. longibracteata Steud.: Kern 7751, Java (K)
- C. munda Boott: Bor 561, India (K)
- C. myosurus Nees: Duthie 4496, India (K)
- C. neoguineensis C.B. Clarke:  
Henderson 17941, Nieuw Guinea (K)
- C. papuana Nelmes: Brass 24684, Nieuw Guinea (K)
- C. perakensis C.B. Clarke:  
Smitinand & Alsterlund 6670A, Thailand (K)
- C. rafflesiana Boott: Lörzing 13791, Sumatra (K)
- C. rhizomatosa Steud.: Brass 5318, Nieuw Guinea (K)
- C. spicato-paniculata C.B. Clarke:  
Lewalle 3377, Burundi (GENT)
- C. stramentitia Boott:  
Smitinand & St. John 6801, Thailand (K)
- C. tricephala Boeck.: Collins 2075, Thailand (K)

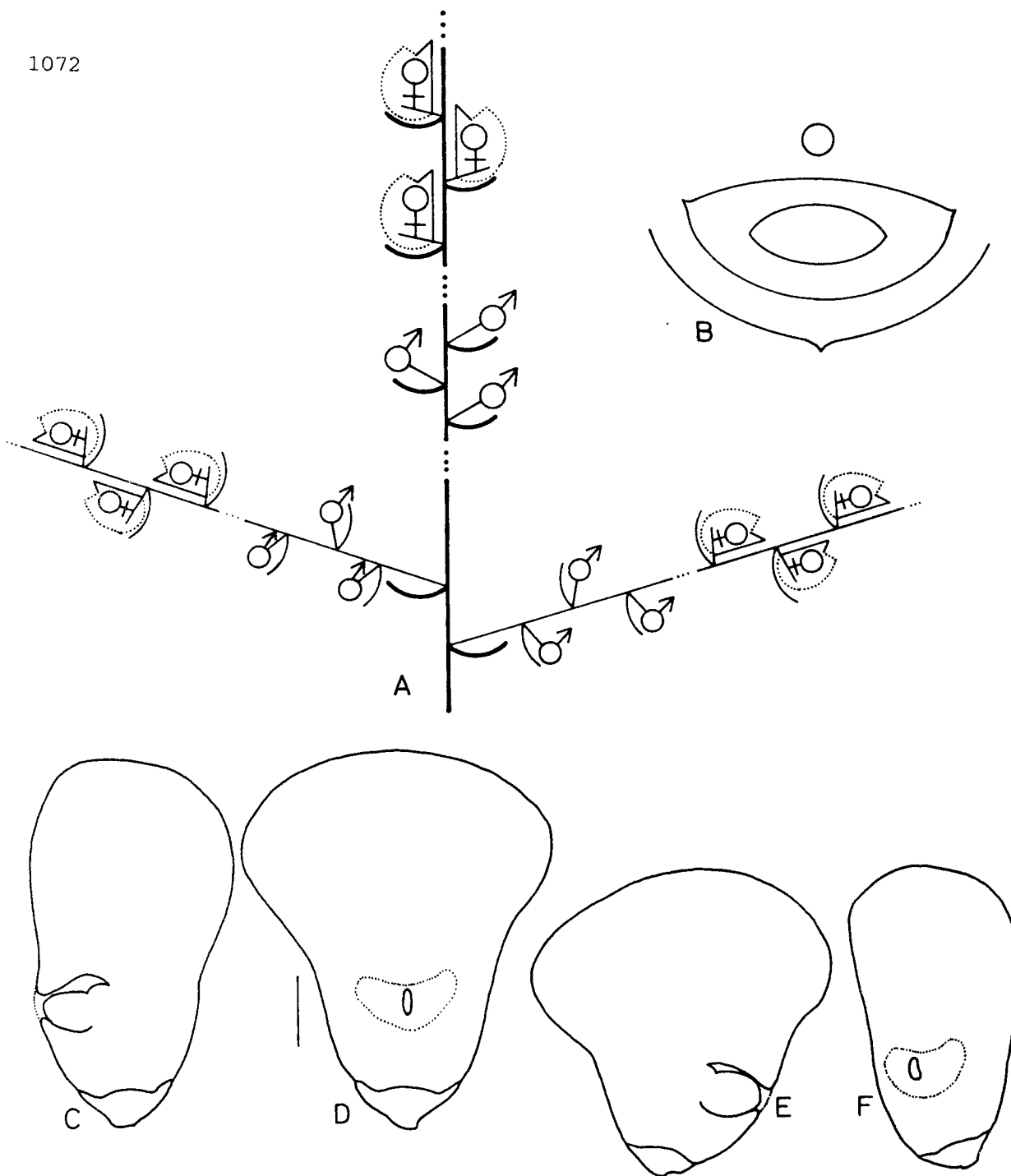


FIG. 8.17.7

*Carex* L. subgenus *Vignea* (P. Beauv.) Kük. -A: algemene structuur van het bloemgestel, eenvoudige vorm, zijzicht.

*C. conferta* A. Rich. -B: vr aartje, bovenzicht. (B: Lewalle 2431, GENT).

*C. declinata* Boott -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (C-D: naar VAN BERGEN 1977: fig. 78).

*C. appressa* R.Br. -E: embryo, sagittaal. -F: embryo, frontaal. (E-F: o.c.: fig. 79).

2) subgenus Vignea (P. Beauv.) Kük.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.17.6 &amp; 8.17.7)(\*A)

- De hoofdas is vertakt volgens een min of meer verdicht NVP; de bracteae hebben meestal geen gesloten bladschede, profyllen zijn vaak slecht of niet ontwikkeld, ze zijn noch fertiel noch utriculoïd gebouwd.
- De zijassen zijn al of niet vertakt en herhalen het patroon van de hoofdas.
- De aren zijn zittend of zelden kort gesteeld, in principe tweeslachtig en alle gelijk ("Homostachyae").
- Een aar is opgebouwd uit een aantal basale vr aartjes met een mannelijk aartje aan de top.
- Het vr aartje bestaat uit een zeer korte as met een utriculoïd profyl dat een meestal dimeer, dorsiventraal afgeplat gynoecium omsluit.

Besluit: Carex-type.

## B. Embryo: (VAN BERGEN 1977: 94-97, fig. 77-80)(FIG. 8.17.7)

- Door de ligging in een dimeer gynoecium is het obovale embryo of frontaal of sagittaal afgeplat, en is het kottyl opvallend sterk verbreed.
- Sagittaal: - b1 is goed en b2 weinig of niet ontwikkeld, lateraal;  
- wk is goed ontwikkeld, basaal.
- Frontaal: - ks is ellips- tot spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- Zie Indocarex.

Besluit: eucyperoïde anatomie.

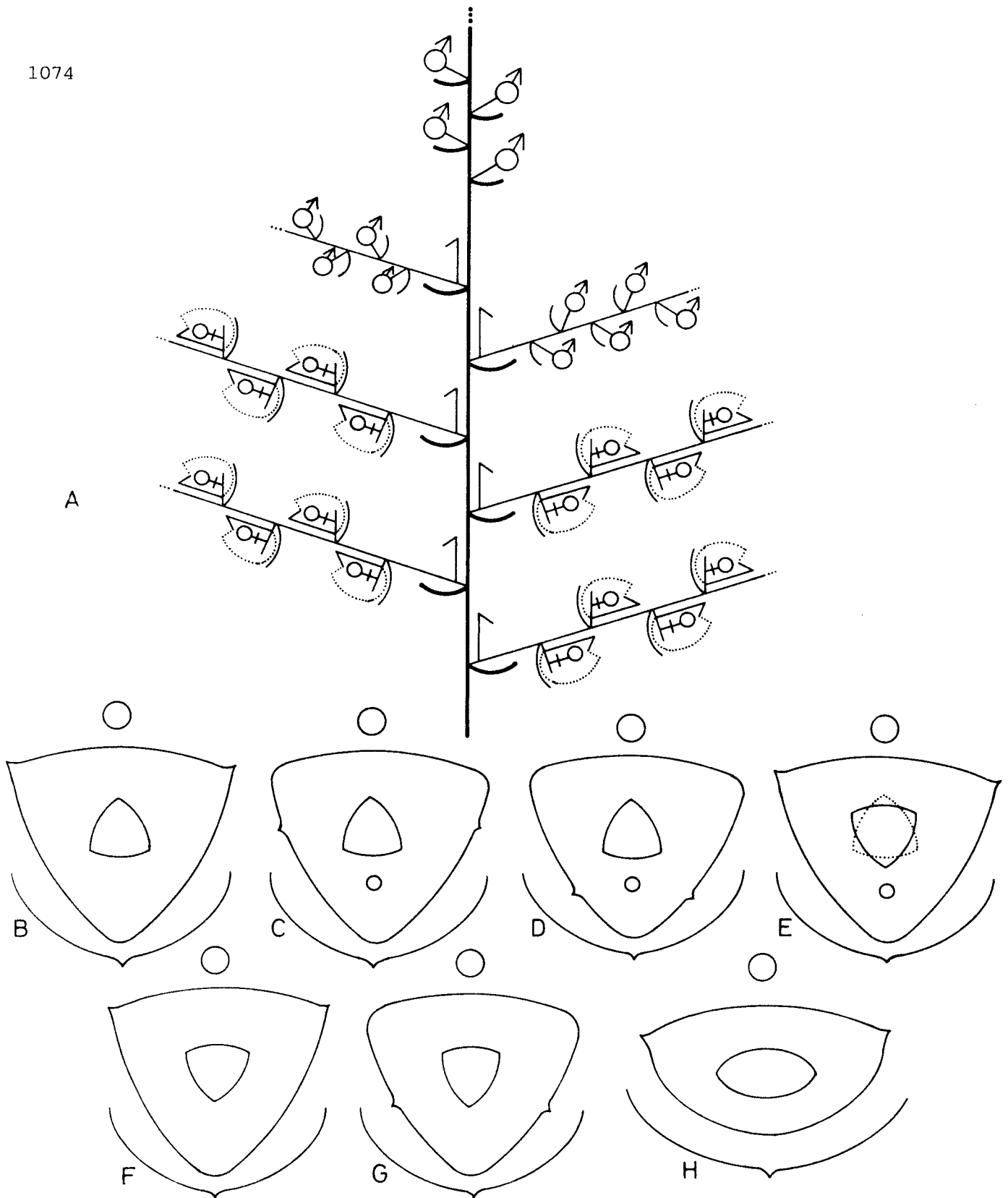


FIG. 8.17.8

*Carex* L. subgenus *Carex* -A: algemene structuur van het bloemgestel, zijzicht.  
*C. cryptostachys* Brongn. -B: vr aartje, bovenzicht. (B: Blake 15294, K).  
*C. caryophyllea* Latourr. -C: vr aartje, bovenzicht. (C: Stieperaere 2461, GENT).  
*C. michauxiana* Böck. -D: vr aartje, bovenzicht. (D: Eyerdam s.n., K).  
*C. distans* L. -E: vr aartje, bovenzicht. (E: Vanhecke 2233, GENT).  
*C. globularis* L. -F: vr aartje, bovenzicht. (F: Vorochilov s.n., K).  
*C. simensis* A. Rich. -G: vr aartje, bovenzicht. (G: Van der Veken 9125, GENT).  
*C. schmidtii* Meinsh. -H: vr aartje, bovenzicht. (H: Sukatchev & Poplavska s.n., K).



## D. Bestudeerd materiaal:

- C. appressa R.Br.: Blake 13152, Australië (K)
- C. conferta Hochst. ex A. Rich.:  
Lewalle 2431, Burundi (GENT)
- C. declinata Boott: Blake 13878, Australië (K)
- C. glareosa Wahl.: Mohlin s.n., Zweden (GENT)
- C. inversa R.Br.: Hubbard 5392, Australië (K)
- C. physodes M. Bieb.:  
Korovin FAM 557, USSR, Turkestan (K)

3) subgenus Carex

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.17.8)(\*A)

- De hoofdas is vertakt volgens een meestal open NVP; de bracteae hebben vaak een gesloten bladschede, profyllen zijn alle aanwezig, maar steriel en kokervormig.
- De lagere zijassen hebben vaak een gestrekt eerste internodium en dragen terminaal meestal een vr aar, de hogere zijassen en ook de hoofdas worden meestal afgesloten door een of meer vrijwel zittend m aartje(s) ("Heterostachyae"). Vertakte zijassen zijn zeldzaam, en herhalen het patroon van de hoofdas.
- Een vr aar bestaat uit een dicht spiralig geplaatste reeks bracteae met elk een vr aartje.
- Een vr aartje bestaat uit een meestal zeer korte as (zelden goed ontwikkeld) met een utriculoïd profyl dat het di- of trimere vruchtje nauw omsluit.

Besluit: Carex-type.

## B. Embryo: (VAN BERGEN 1977: 104-112, fig. 85-94; GOETGHEBEUR 1981a: fig. 3) (FIG. 8.17.9)

- De omtrek is breed obovaal met ingebogen flanken tot obtrullaat.
- Sagittaal: - b1 is goed en b2 weinig tot matig ontwikkeld, lateraal;  
- wk is goed tot matig ontwikkeld, basaal.
- Frontaal: - ks is smal ellips- tot spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, goed gedifferentieerd.

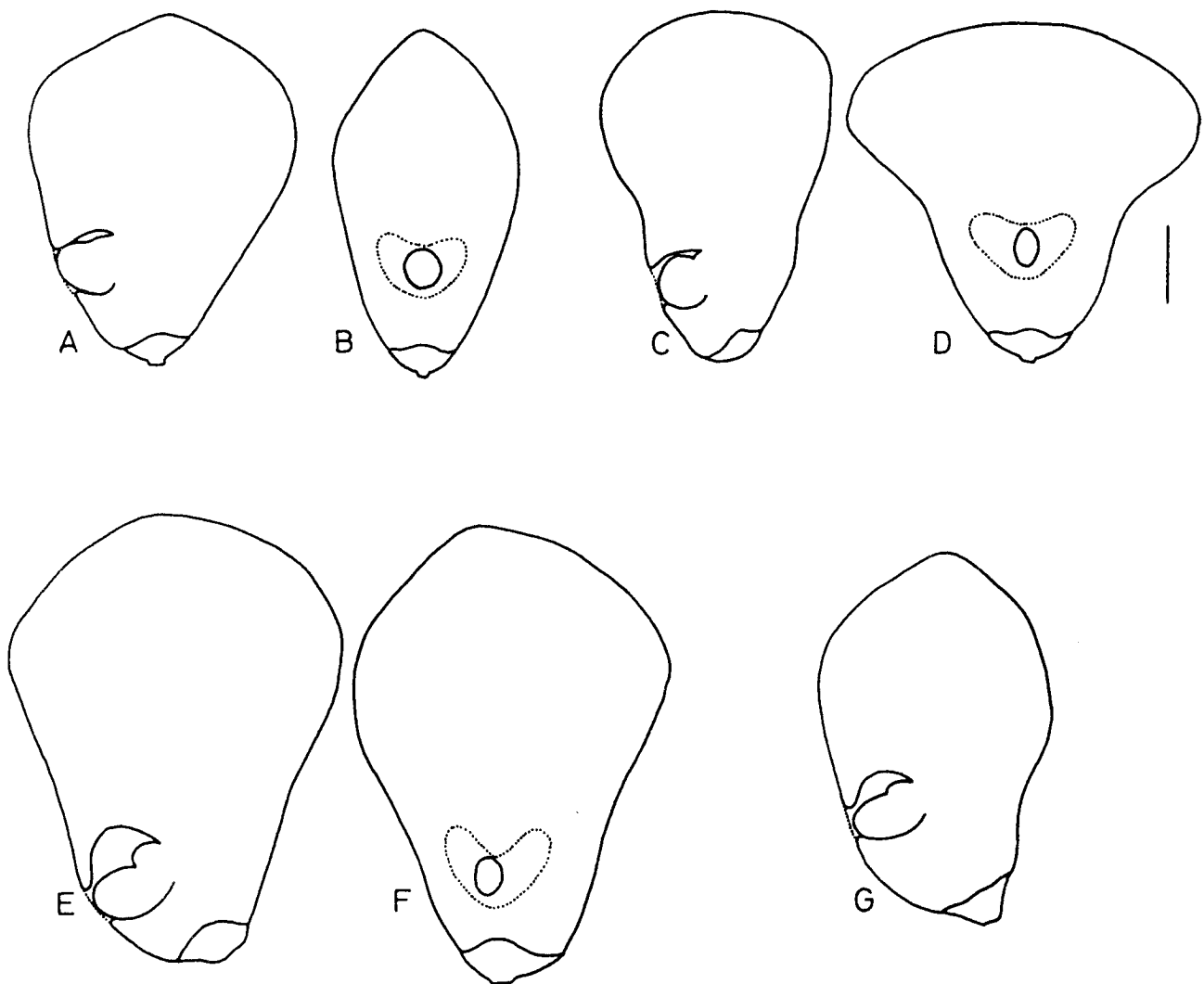


FIG. 8.17.9

Carex brunnea Thunb. -A: embryo, sagittaal. -B: id., frontaal. (A-B: naar VAN BERGEN 1977: fig. 90).

C. schmidtii Meinsh. -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (C-D: o.c.: fig. 85).

C. speciosa Kunth -E: embryo, sagittaal. -F: id., frontaal. (E-F: o.c.: fig. 88).

C. brownii Tuckerm. -G: embryo, sagittaal. (G: o.c.: fig. 91).

## C. Vegetatieve anatomie:

- Zie Indocarex.

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- C. ambigua Link: Schultz HN 164, Zweden (GENT)
- C. bequaertii De Wild.:  
Van der Veken 9124, Zaïre (GENT)
- C. binervis Smith: Van Bergen 765, België (GENT)
- C. breviculmis R.Br.: Pullen 2352, Australië (K)
- C. brownii Tuckerm.: Womersley 5122, Nieuw-Guinea (K)
- C. brunnea Thunb.: Hubbard 5508, Australië (K)
- C. caryophyllea Lat.: Stieperaere 2461, België (GENT)
- C. cilicica Boiss.: Davis 20007, Turkije (K)
- C. cryptostachys Brongn.: Blake 15294, Australië (K)
- C. digitata L.: Rastetter SEPV 6359, Duitsland (GENT)
- C. distans L.: Goetghebeur 1617, België (GENT)  
Vanhecke 2233, *ibid.* (GENT)
- C. fissirostris Ball: Sintenis 6153, Turkije (K)
- C. flacca Schreb.: Rammeloo 1537, België (GENT)
- C. globularis L.: Vorochilov s.n., USSR, Manchuria (K)
- C. gmelinii Hook. et Arn.:  
Malaine 561, USSR, Kamtchatka (K)
- C. gunniana Boott: Gunn 578, Tasmanië (K)
- C. hirta L.: Kjellmert s.n., Zweden (GENT)
- C. johnstonii Boeck.:  
Van der Veken 10972, Zaïre (GENT)
- C. longifolia R.Br.: Rodway 2599, USA (K)
- C. michauxiana Boeck.:  
Eyerdam s.n., USSR, Kamtchatka (K)
- C. nemostachys Steud.: Kerr 9847, Thailand (K)
- C. pediformis C.A. Mey.:  
Komarov 327, USSR, Manchuria (K)
- C. schmidtii Meensch.:  
Sukatchev & Poplavska F. URSS 2910, USSR,  
Czita (K)
- C. simensis Hochst. ex A. Rich.:  
Van der Veken 9125, Rwanda (GENT)
- C. speciosa Kunth: Wichian 400, Thailand (K)
- C. turkestanica Regl.:  
Dessjatkina s.n., USSR, Turkestan (K)

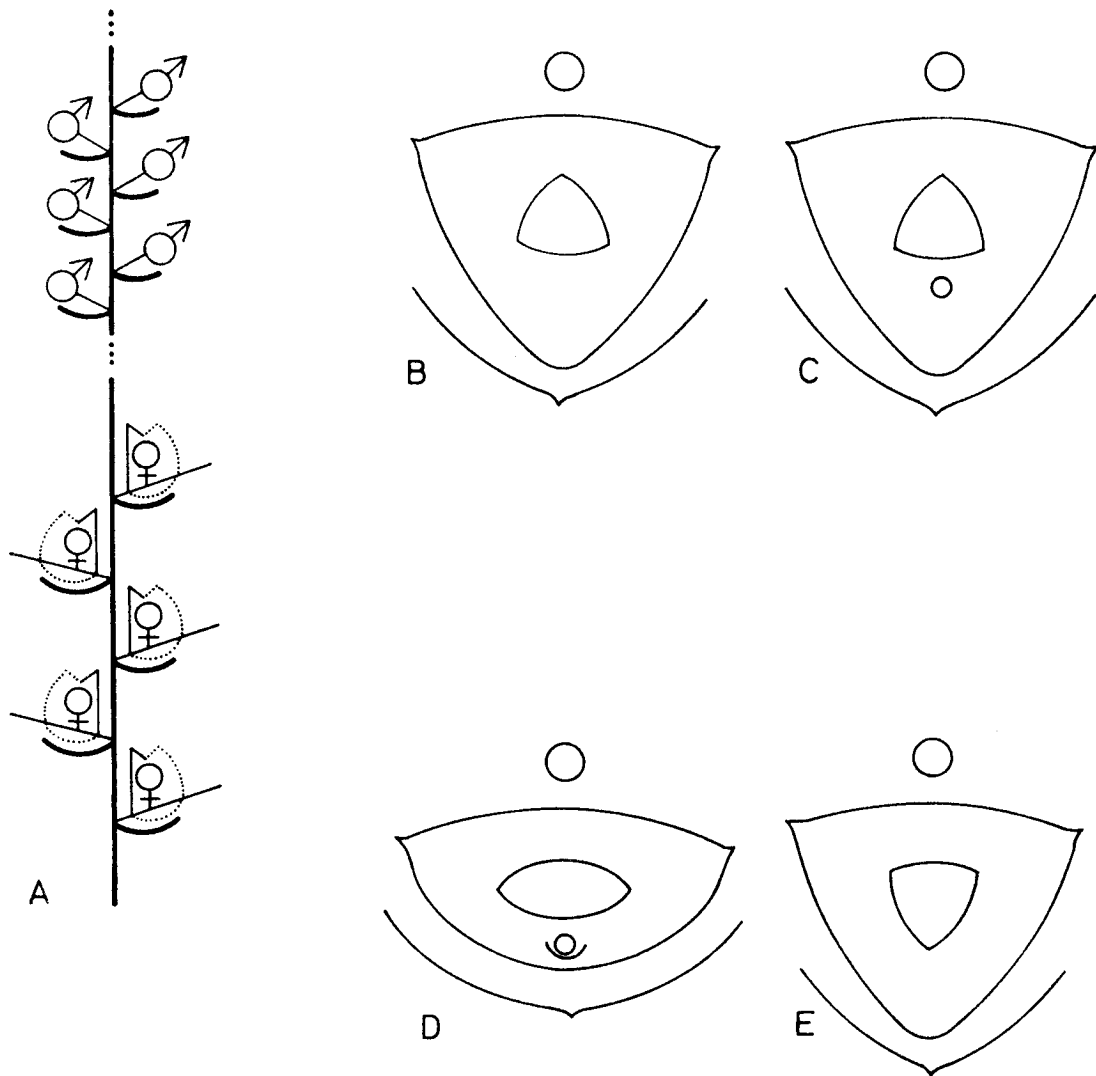


FIG. 8.17.10

Carex L. subgenus Primocarex Kük. -A: algemene structuur van het bloemgestel, zijzicht.

C. rara Boott -B: vr aartje, bovenzicht. (B: Clarke 43423A, K).

C. filifolia Nutt. -C: vr aartje, bovenzicht. (C: Suksdorf s.n., BR).

C. capitata L. -D: vr aartje, bovenzicht. (D: Mariën 921, GENT).

C. rupestris All. -E: vr aartje, bovenzicht. (E: Forsseli s.n., GENT).

4) subgenus Primocarex Kük.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.17.10)(\*A)

- De hoofdas draagt basaal meestal een aantal dicht spiralig geplaatste bracteae, die elk een vr aartje axilleren. Naar boven toe wordt het bloemgestel meestal m, waardoor de as afgesloten wordt door een m aartje.
- Een vr aartje bestaat uit een al of niet goed (tot zeer goed!) ontwikkelde rachilla, waarop het utriculoïde profyl dat een vr bloemetje (= een di- of trimeer gynoecium) omsluit.

Besluit: Carex-type.

## B. Embryo: (VAN BERGEN 1977: 77-91, fig. 59-76; GOETGHEBEUR 1981a: fig. 2)

Hier wordt duidelijk de heterogene natuur van dit taxon aangetoond door de relatieve vormenrijkdom van de bestudeerde embryo's.

## Eerste embryovorm: (FIG. 8.17.11)

-----

- De omtrek is breed obovaal tot breed obtrullaat.
- Sagittaal: - b1 is goed en b2 niet tot matig ontwikkeld, schuin lateraal;
  - wk is goed ontwikkeld, half ingezonken, schuin lateraal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, dwars op b1.
- Deze vorm wordt aangetroffen bij C. microglochin Wahl., C. pauciflora Lightf., C. rara Boott, en minder duidelijk bij C. phyllostachys C.A. Meyen en C. pulicaris L.

Besluit: Schoenus-type, variant (zie deel 3C,D).

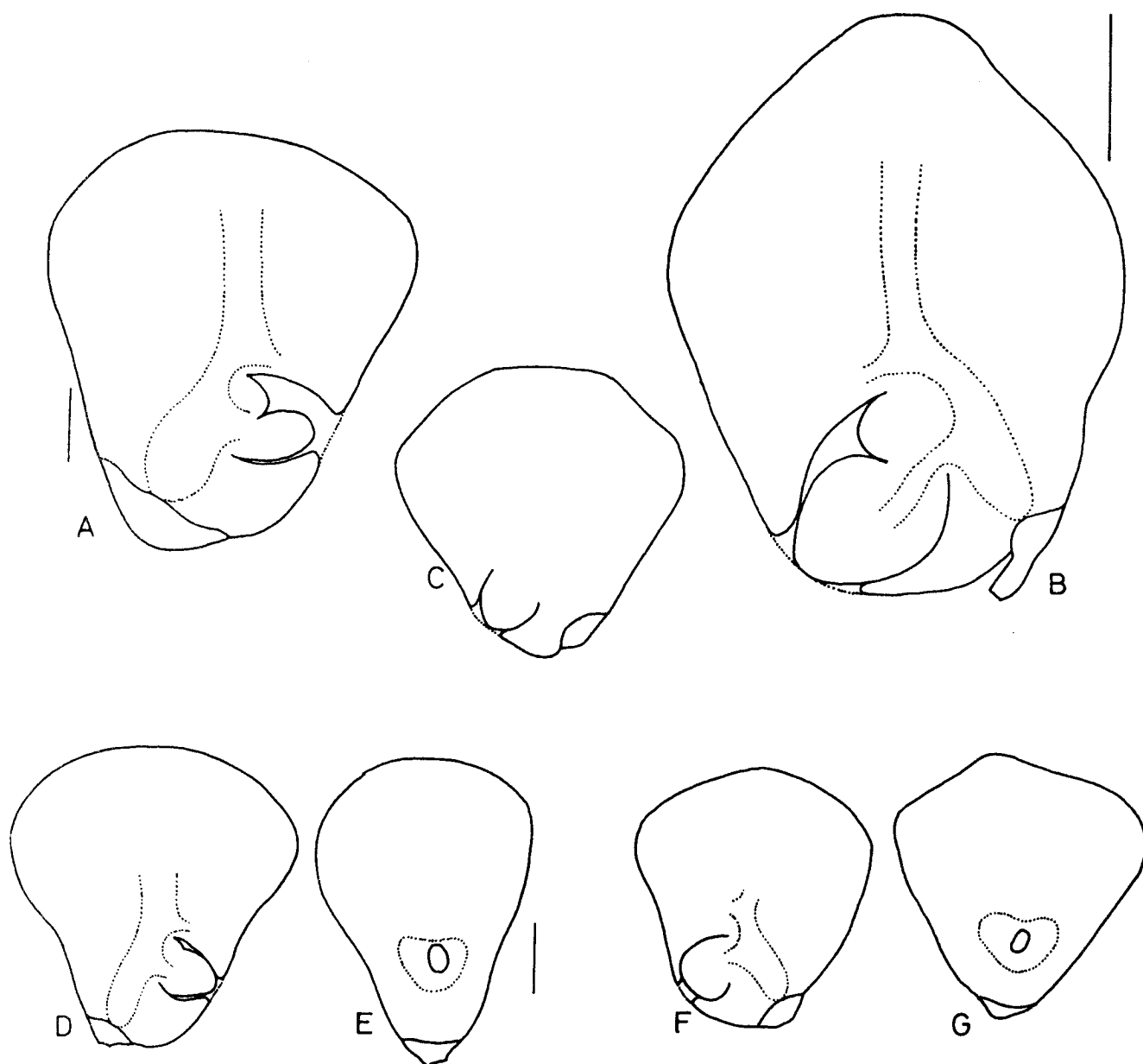


FIG. 8.17.11

Carex phyllostachys C.A. Mey. -A: embryo, sagittaal. (A: naar VAN BERGEN 1977: fig. 68).

C. microglochin Wahl. -B: embryo, sagittaal. (B: o.c.: fig. 74).

C. pauciflora Lightf. -C: embryo, sagittaal. (C: o.c.: fig. 76).

C. pulicaris L. -D: embryo, sagittaal. -E: id., frontaal. (D-E: o.c.: fig. 72).

C. rara Boott -F: embryo, sagittaal. -G: id., frontaal. (F-G: o.c.: fig. 70).

Tweede embryovorm: (FIG. 8.17.12)

-----

- Zoals bij subgenus Vignea.
- Deze vorm wordt aangetroffen in dimere vruchtjes (C. capitata Sol., C. dioica L., C. gynocrates Wormskj., C. macrostyla Lapeyr., C. nardina Fries, C. ursina Dew.).

Besluit: Carex-type.

Derde embryovorm: (FIG. 8.17.12)

-----

- Zoals bij subgenus Indocarex.
- Deze vorm is aangetroffen bij C. pyrenaica Wahl. en C. rupestris All., maar slechts met enige reserve...

Besluit: Carex-type.

Vierde embryovorm: (FIG. 8.17.12)

-----

- Zoals bij subgenus Carex.
- Deze vorm is waargenomen bij C. obtusata Liljeb. en C. scirpoidea Michx.

Besluit: Carex-type.

C. Vegetatieve anatomie:

- Zie Indocarex.

Besluit: eucyperoïde anatomie.

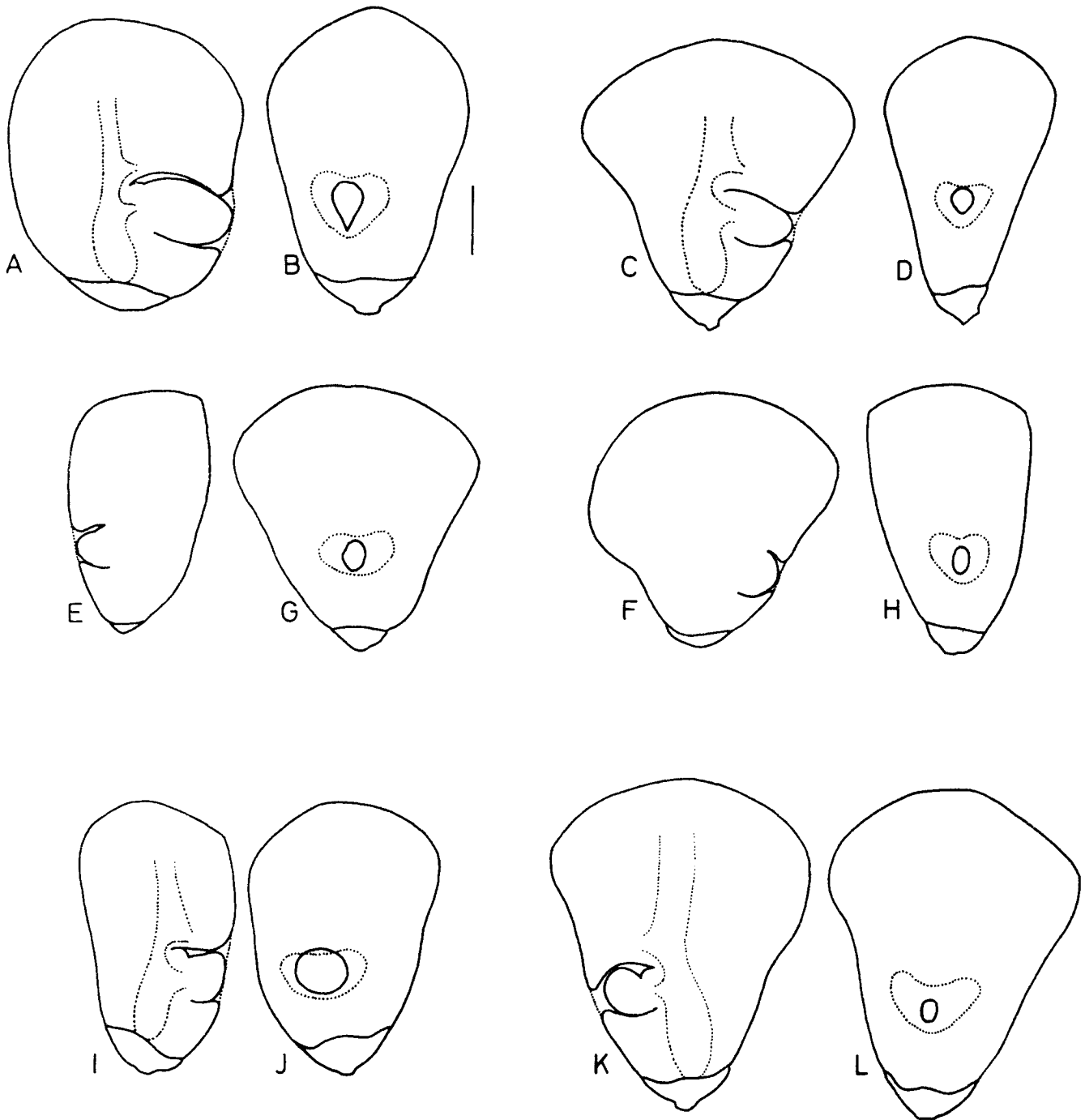


FIG. 8.17.12

*Carex nardina* Fries -A: embryo, sagittaal. -B: id., frontaal. (A-B: naar VAN BERGEN 1977: fig. 59).

*C. macrostyla* Lapeyr. -C: embryo, sagittaal. -D: id., frontaal. (C-D: o.c.: fig. 73).

*C. gynocrates* Wormskj. -E-F: embryo, sagittaal. -G-H: id., frontaal. (E-H: o.c.: fig. 64).

*C. rupestris* All. -I: embryo, sagittaal. -J: id., frontaal. (I-J: o.c.: fig. 66).

*C. obtusata* Liljebl. -K: embryo, sagittaal. -L: id., frontaal. (K-L: o.c.: fig. 67).



## D. Bestudeerd materiaal:

- C. capillacea Boott: Meijer SAN 22017, Sumatra (K)
- C. capitata L.: Mariën 921, IJsland (GENT)
- C. davalliana Sm.:  
Van der Veken 6217, Frankrijk (GENT)
- C. dioica L.: Appel SSE 321, Duitsland (GENT)
- C. filifolia Nutt.: Suksdorf s.n., USA (BR)
- C. gynocrates Wormskj.: Soczava s.n., USSR (K)
- C. macrostyla Lapeyr.: Bordère s.n., Frankrijk (GENT)
- C. microglochin Wahl.: Clarke 30653A, India (K)  
Valet s.n., Frankrijk (GENT)
- C. nardina Fries: Schultz HN 2086, Zweden (GENT)
- C. obtusata Liljeb.: Hirte s.n., Zweden (GENT)
- C. pauciflora Lightf.:  
Nordstedt s.n., Noorwegen (GENT)
- C. phyllostachys C.A. Mey.: Merton 3324, USA (K)
- C. pulicaris L.: Kaad s.n., Zweden (GENT)  
Stieperaere 2079, Frankrijk (GENT)
- C. pyrenaica Wahl.: Bordère s.n., Frankrijk (GENT)
- C. rara Boott: Clarke 43423A, India (K)
- C. rupestris All.: Forsseli s.n., Italië (GENT)
- C. scirpoidea Michx.: Dyring s.n., Zweden (GENT)
- C. uda Maxim.: Komarov s.n., USSR (K)
- C. ursina Dew.: Schultz HN 363, Zweden (GENT)

## 3. Bespreking

De embryografie spreekt de homogeniteit van Indocarex en Vignea niet tegen, hoewel in het tweede geval de vorm van het vruchtje wellicht niet vreemd is aan de gelijkvormigheid van de embryo's; dit gegeven komt wel goed overeen met die van de bloeimorfologie, waar beide subgenera ook door één of meer bijzondere kenmerken opvallen. Het lijkt dus wenselijk om deze taxa hun status te laten behouden, zoals de meeste auteurs trouwens doen.

De subgenera Carex en Primocarex echter, die in feite min of meer residuele taxa zijn, blijken embryografisch heterogeen, enkele bezitten zelfs een embryo van het Schoenus-type (variant). We gaan dus principieel akkoord met bvb. NERMES (1951b: 223 & 1952a: 429-435) en SMITH & FAULKNER (1976: 71-75) om Primocarex uiteen te trekken en om deze soorten in te sluiten bij diverse taxa in en zelfs buiten het genus Carex; de sterke reductie van het bloemgestel bemoeilijkt in hoge mate het terugvinden van de werkelijke verwantschappen, wellicht zullen morfologie, anatomie, embryografie, hybridisatie,... de beste aanduidingen verschaffen maar, opnieuw, dit lijkt voer voor monografen. Het subgenus Carex zal wellicht ook meer homogeen moeten worden gemaakt, voor een deel is dit reeds gebeurd, vaak in regionale flora's of toch deelbewerkingen van het reuzegenus Carex.

Fylogenetische bespiegelingen betreffen meestal imaginair-semofyletische lijnen, zij het dan van volledige bloemgestellen. Indocarex verenigt in zich de beste argumenten om zich als meest oorspronkelijk subgenus te laten doorgaan: herhaald samengesteld bloemgestel, met 2sl aren, driekantig vruchtje; Vignea daarentegen lijkt duidelijk afgeleid: verlies van profyl-bractea, lensvormig vruchtje, net zoals subgenus Carex: gesteelde aren, aren eenslachtig; denkkelijk zijn deze beide subgenera afgeleid uit indocaricoïde voorlopers. Primocarex is te verdelen in vele kleine stukjes waarvoor in principe bij om het even welke Carex-groep of zelfs bij Kobresia aansluiting kan worden gezocht.

Hier kan nog even worden opgemerkt dat NELMES (1951b: 222-223) deze visie met aanlokkelijke fytogeografische argumenten weet te bekrachtigen: Indocarex kent de grootste soortenconcentratie in het Indo-Maleisisch gebied, het tropische milieu dat van alle dergelijke streken op aarde waarschijnlijk het langst onder dit klimaat vertoeft en de beste omstandigheden bood aan bepaalde taxa om lange tijd vrijwel ongewijzigd te overleven; van hieruit is het genus Carex de wereld gaan veroveren en hoe verder van dit ontstaanscentrum verwijderd, des te belangrijker wordt het aandeel van de uit Indocarex af te leiden taxa als Vignea en Carex; Primocarex-soorten zijn dan nog eens supergespecialiseerd, als aanpassing aan de werkelijk zeer ongunstige milieus waarin ze overwegend worden aangetroffen.

Tenslotte is er nog de merkwaardige Carex microglochin Wahl., die ook alle voornoemde auteurs voor raadsels heeft geplaatst. Bij de bijzondere aartjesbouw komt nu ook nog een duidelijk afwijkend embryotype, een kenmerk ook gedeeld door C. rara Boott, C. pauciflora Lightf. en minder duidelijk bij C. pulicaris L. en C. phyllostachys C.A. Mey. Als ook gegevens uit andere disciplines de geïsoleerde positie van deze soorten zou bevestigen, dan kan dit wellicht een aanwijzing betekenen om te gaan denken aan een onderscheid op genusniveau. Voor C. microglochin Wahl. en de andere vermelde soorten met embryo van het bijzondere Schoenus-type zijn enkele generische namen beschikbaar, zoals Caricinella St. Lager, Leucoglochin Heuff., Psyllophora Heuff. De laatste twee zijn de oudste; ze zijn gelijktijdig en monotypisch gepubliceerd voor C. pauciflora Lightf. en C. pulicaris L. respectievelijk.

Voorlopig zie ik echter zeker niet voldoende argumenten beschikbaar om een dergelijke actie te rechtvaardigen: noch vegetatief morfologisch, noch bloeimorfologisch, noch anatomisch zijn belangrijke verschilpunten te noteren. De embryografie lijkt op het eerste zicht dit wel te bieden, maar zoals reeds aangetoond, deze variant van het Schoenus-type (als dit embryo inderdaad tot dit type moet worden gerekend, wat te betwijfelen valt) staat duidelijk dicht bij de Carex-type embryo's van de andere Carices. Daarenboven zijn binnen andere genera eveneens dergelijke variaties aangetroffen (Bulbostylis, Eriophorum, Scirpus, Scleria).

17.4b. Vesicarex Steyerm.

## 1. Taxonomie

Type: Vesicarex collumanthus Steyerm.

De verantwoordelijke auteur (STEYERMARK 1951: 65) somt een hele reeks kenmerken op, die naar zijn mening uitzonderlijk zijn binnen Carex en argumenteert hiermee de oprichting van het nieuwe genus, zoals dit inderdaad opgaat voor Cymophyllus. Hier echter liggen ook een aantal onnauwkeurige waarnemingen aan de basis van het -schijnbaar- ongewoon karakter van bepaalde structuren: 1) minstens sommige bladeren zijn voorzien van een gesloten schede,

- 2) het bloemgestel is duidelijk 2sl,
- 3) de vlezige ring rond de stijlbasis is wel degelijk een onderdeel van de utriculus, nl. de bek,
- 4) de twee afzonderlijke lagen van het "perigynium" of "pericarp" zijn duidelijk vergroeid en vormen de dikke, taaie utriculus, maar ze kunnen wel vrij makkelijk uit elkaar worden gehaald.

## 2. Gegevens per soort

1) Vesicarex collumanthus Steyerm.

## A. Bloemgestel: (FIG. 8.17.13)(\*A)

- De hoofdas vertakt volgens een NVP met 4-5 laterale vraren en een terminaal m aartje.
- Een vr aar is opgebouwd uit een korte as, waarop een profyl-bractea en een 6-tal bracteae, waarvan 3-4 een vr aartje axilleren.
- Een vr aartje bestaat uit een heel zwak of niet ontwikkelde rachilla, waarop een gesloten profyl-gluma die een vr bloemetje axilleert.
- Het vr bloemetje bestaat uit een dorsiventraal afgeplat, lensvormig vruchtje.
- Een m bloemetje bestaat uit 2-3 meeldraden.

Besluit: Carex-type.

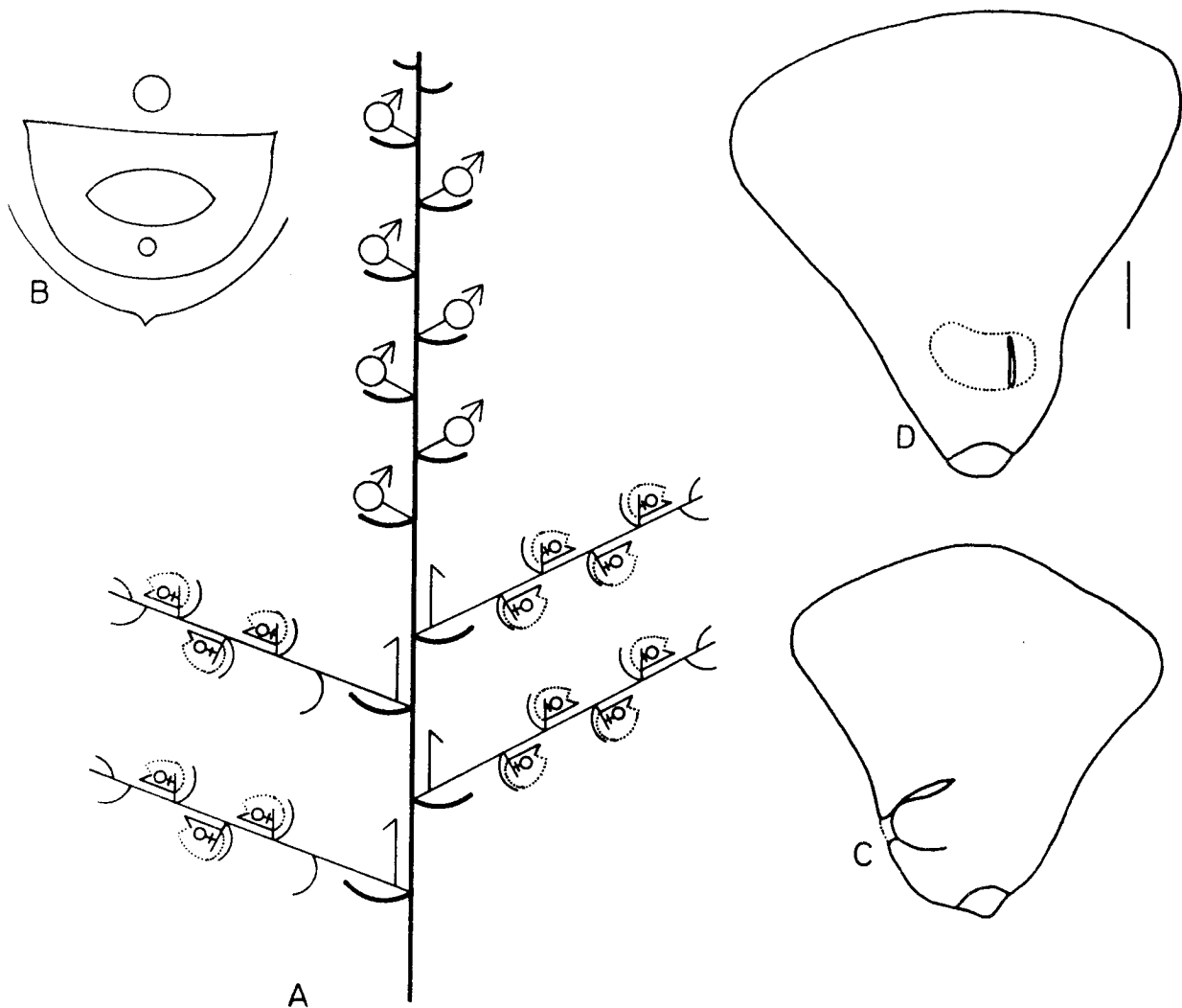


FIG. 8.17.13

*Vesicarex collumanthus* Steyermark —A: bloemgestel, zijzicht. —B: vr aartje, bovenzicht. —C: embryo, sagittaal. (A-C: Cleef & Florschütz 5611, U).

## B. Embryo: (FIG. 8.17.13)

- De omtrek is breed afgerond obtrullaat.
- Sagittaal: - b1 is goed ontwikkeld, lateraal;  
              - wk is matig ontwikkeld, basaal.
- Frontaal: - ks is spleetvormig, dwars op b1.

Besluit: Carex-type, goed gedifferentieerd.

## C. Vegetatieve anatomie:

- MORA OSEJO (1982: 36-39, fig. 3-6).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

## D. Bestudeerd materiaal:

- van Cleef & Florschütz 5611, Colombië (U)
- van Cleef 8875, ibid. (U)

## 3. Bespreking

Vermits uit de vorige punten blijkt dat bepaalde belangrijke argumenten ter onderscheiding van Vesicarex met Carex geen steek houden en uit de bloeianalyse of uit de embryografie geen buitengewone kenmerken naar voor treden, kan men gerieflijk dit taxon in Carex opnemen.

Een eind na het afsluiten van dit tekstgedeelte is een studie verschenen, waarin op morfologisch-anatomische gronden eveneens wordt aangetoond dat Vesicarex niet essentieel verschilt van Carex, en voor deze soort werd dan ook de passende nieuwe combinatie Carex collumanthus (Steyermark) Mora Osejo gemaakt (MORA OSEJO 1982: 40).

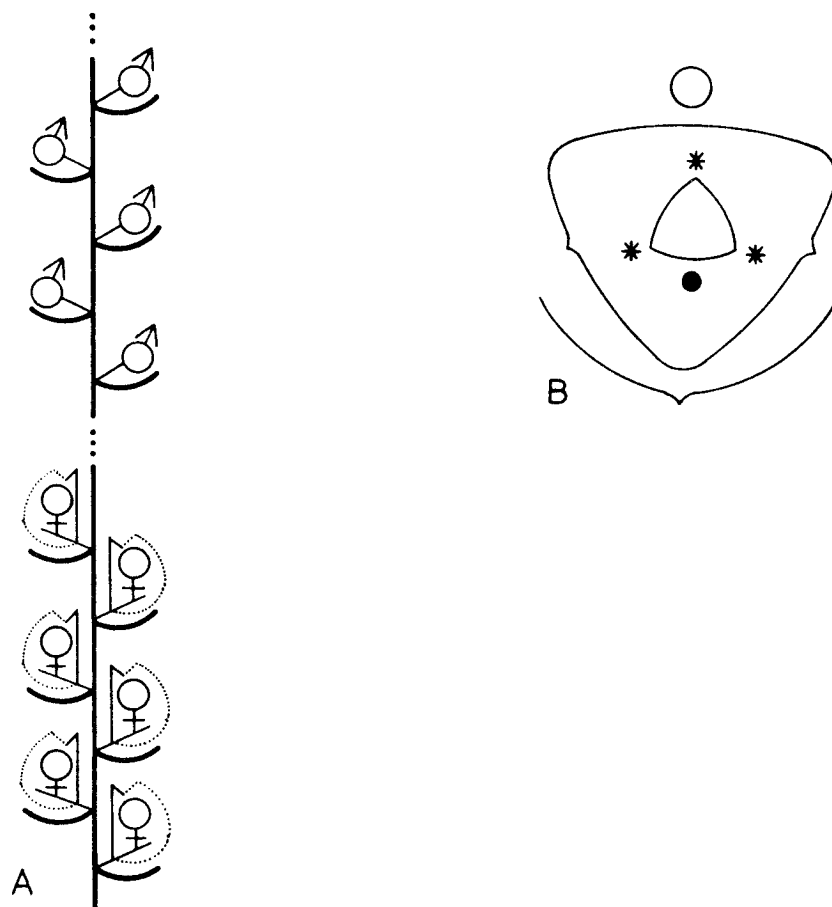


FIG. 8.17.14

Cymophyllus fraseri (Andr.) Mack. -A: bloemgestel, zijzicht. -B: vr aartje, bovenzicht. (A-B: Cun-Pupallenan 581, K).

## 17.5. Cymophyllus Mackenzie

---

### 1. Taxonomie

Type: Cymophyllus fraseri (Andr.) Mack.

De enige soort is sinds haar beschrijving als Carex fraseri Andr. steeds in Carex zelf of in de onmiddellijke nabijheid ervan geplaatst. Slechts over de rang van dit taxon zijn verschillende meningen naar voor gebracht, soms werd het in een eigen genus Cymophyllus geplaatst (o.a. MACKENZIE 1931: 8-9), of anders in Carex sectio Physocephalae Bailey of sectio Leucocephalae Holm (HOLM 1902: 62; KÜKENTHAL 1909: 94; NELMES 1952a: 435).

Carex fraseri Andr. zou zijn gepubliceerd in november 1811 (STAFLEU & COWAN 1976: 51), Carex fraseriana Ker-Gawl in juli 1811, vermits de datum op de plaat, opnieuw volgens STAFLEU & COWAN (1976: 578) als publikatiedatum kan gelden. Vreemd genoeg wordt onder de beschrijving van C. fraseriana ook C. fraseri geciteerd; hoogst waarschijnlijk komt de datum op de plaat dus niet overeen met de publikatiedatum.

### 2. Gegevens per soort

#### 1) Cymophyllus fraseri (Andr.) Mack.

##### A. Bloemgestel: (FIG. 8.17.14)

- De hoofdas is aarvormig vertakt, met onderaan bracteae die elk een vr aartje axilleren en met bovenaan glumae met elk een m bloemetje.
- Een vr aartje is opgebouwd uit een zwak tot matig ontwikkelde rachilla, die niet uit de utriculus te voorschijn treedt, en een vr bloemetje, geaxilleerd door deze profyl-gluma.
- Een vr bloemetje bestaat uit een trimeer gynoecium; het rijpe vruchtje is met een rib naar het midden van het profyl georiënteerd. Aan de basis is het vruchtje omgeven door drie kleine knobbeltjes t.h.v. de ribben (KÜKENTHAL 1909: 95, fig. 20G).

Besluit: Carex-type.

B. Embryo: (VAN BERGEN 1977: 83, fig. 69)

- De bestudeerde embryo's waren wellicht niet volgroeid.
- De omtrek is obovaal.
- Sagittaal: - b1 matig ontwikkeld, lateraal;  
              - wk goed ontwikkeld, niet ingezonken, basaal.
- Frontaal: - ks is heel breed ellipsvormig, // b1.

Besluit: (wellicht) Carex-type.

C. Vegetatieve anatomie:

- HOLM (1897a: 122-128, pl. 4, fig. 3-9).
- HOLM (1927: 40-41).
- METCALFE (1971: 189-191, fig. 3K, 27G-H).

Besluit: eucyperoïde anatomie.

D. Bestudeerd materiaal:

- Cun-Pupallenan 581, USA (K)

### 3. Bespreking

Van deze soort wordt door alle auteurs toegegeven dat ze ver verwijderd staat van mogelijke verwanten in Carex; het gaat om een hoog gespecialiseerd taxon dat zo ongeveer alle merkwaardigheden en uitzonderlijke kenmerken, vnl. vegetatieve, die in het genus Carex kunnen optreden, in zich verenigt: nl. per stengel is slechts 1 loofblad ontwikkeld, bij dit blad ontbreken een echte middennerf, een bladschede en een ligula, in tegenstelling tot de situatie bij de enkele schubvormige blaadjes aan de basis (HOLM 1897a: 121). Het blijft vooralsnog aangewezen om een onderscheid op genusniveau aan te houden, wat nog het supplementaire voordeel biedt dat de aandacht op deze bijzonder merkwaardige soort blijft gevestigd.



## 9. NOMINA GENERICA INVALIDA, DUBIA ATQUE EXCLUDENDAE

---

### A. Nomina generica invalida

---

Deze eerste lijst heeft enkele woordjes uitleg. Hier zijn opgesomd in alfabetische volgorde 1) de namen van Cyperaceae-genera gepubliceerd zonder beschrijving (*nomina nuda*), 2) de enkele namen die wel voorzien waren van een beschrijving, maar omwille van een der redens aangegeven in de huidige nomenklatuurcode (VOSS 1983: 30-46) niet valied zijn (*nomina invalida*), en 3) namen die hun voorkomen in de botanische litteratuur te danken (?) hebben aan foutieve referenties: meestal zijn het dan foutieve auteursaanduidingen, soms gaat het om "valse homonymen" (GOETGHEBEUR & VANDE PLASSCHE 1986: ter perse).

Diverse van deze namen zijn ook jongere of oudere homonymen van andere, al of niet valiede namen. Door de invaliditeit van deze namen hier heeft het geen zin om ook deze gegevens op te nemen.

Bij elke naam is telkens aangeduid bij welk -hier erkend-genus ze worden ingesloten, behalve in het geval van foutieve auteursaanduiding, waar wordt verwezen naar de genusnaam met de korrekte auteur(s).

Namen die op een of andere wijze problemen opleverden, ook *nomina nuda* of *invalida*, zijn opgenomen in de tweede of de derde lijst bij de *nomina dubia* of *nomina excludenda*.

Orthografische varianten en toevallig foutief weergegeven namen zijn niet opgenomen, daarvoor wordt verwezen naar AIRY SHAW (1973).

Tenslotte is er ook nog een reeks namen, die door de Code (Art. 20.4b) expliciet niet als genusnamen worden erkend maar omschreven worden als "unitary designations of species" (VOSS 1983: 21). Onder dat artikel worden twee auteurs met name geciteerd; beide hebben ook in de Cyperaceae dergelijke namen gepubliceerd. Volledigheidshalve worden ze hier ook opgesomd en in de index opgenomen met de aanduiding uninom. (*uninomina*). Enkele namen uit deze lijst zijn later door andere auteurs overgenomen en als genusnaam gepubliceerd, waardoor ze gevalideerd werden.

## Uninomina van EHRHART:

Agastachys	=	Carex pendula Huds.
Ammorrhiza	=	C. arenaria L.
Baeochortus	=	C. humilis Leyss.
Baeothryon	=	Eleocharis quinqueflora (F.X. Hartm.) Schwarz
Caricella	=	Carex capillaris L.
Chamaeschoenus	=	Isolepis setacea (L.) R.Br.
Chordorrhiza	=	Carex chordorrhiza L.f.
Drymeia	=	C. sylvatica L.
Heleonastes	=	C. heleonastes L.
Leiophyllum	=	Blysmus compressus (L.) Panz. ex Link
Leptostachys	=	Carex leptostachys L.
Leucoma	=	Baeothryon alpinum (L.) Egorova
Limonaetes	=	Carex pallescens L.
Phaeocephalum	=	Rhynchospora fusca (L.) Vahl
Phaeolorum	=	Carex flacca Schreb.
Polyglochin	=	C. dioica L.
Psyllophora	=	C. pulicaris L.
Ptacoseia	=	C. leporina L.
Trichophyllum	=	Eleocharis acicularis (L.) Roem. & Schult.

## Uninomen van NECKER:

Physiglochis	=	Carex dioica L., maar onzeker, gebaseerd op een korte vermelding in RAFINESQUE (1840: 24).
--------------	---	--

Actaeogeton "Reichb." (= Schoenoplectus).

Deze naam berust op een vergissing, een foutieve vermelding van Scirpus sectio Actaeogeton Reichb. door STEUDEL (1840: 22).

Actinoscirpus (Ohwi) Haines & Lye, nom. inval. (= Hymenochaeta).

Omwillen van Art. 34.1a (VOSS 1983: 34) is deze naam invalid, want: "The genus Actinoscirpus... is Scirpus section Actinoscirpus Ohwi... This section can be regarded as a monotypic genus..." (HAINES & LYE 1971: 481).

Adamantogeton Schrad. ex Nees, nom. nud. in syn. (= Lagenocarpus).Anerma Schrad. ex Nees, nom. nud. in syn. (= Scleria).Antrolepis Welw., nom. inval. (= Ascolepis).

Deze naam werd gepubliceerd in een werkje, dat ten voorlopige titel (nom. provis.) een geannoteerde lijst gaf van een verzameling planten uit Angola (WELWITSCH 1859: 527, 578), in afwachting van een meer definitieve verwerking, waardoor tenslotte bleek dat de soorten uit dit voorlopig genus tot Ascolepis moesten worden gerekend (WELWITSCH 1869: 75).

Atomostylos Steud., nom. nud. (= Cyperus).  
Voor de bespreking, zie Cyprolepis.

Blysmocarex Ivanova, nom. nud. (= Kobresia).

Chaetospora "Kunth" (= Chaetospora R.Br.).

Deze foutieve auteursaanduiding is opgenomen in de Index Kewensis, en later ook door AIRY SHAW (1973: 230). Dit is dus geen geval van "valse homonymie", waarvoor verwezen wordt naar Cyclocampe.

Cladotheca Steud., nom. nud. in syn. (= Lagenocarpus).

Cleistocalyx Steud., nom. nud. in syn. (= Rhynchospora).

Coleachyron J. Gay ex Boiss., nom. nud. in syn. (= Carex).

Crepidocarpus Klotsch ex Böck., nom. nud. in syn. (= Oxycaryum).

Cryptopodium Schrad. ex Nees, nom. nud. in syn. (= Scleria).

Cyclocampe "Benth. et Hook. f." (= Costularia).

Deze referentie uit de Index Kewensis, en overgenomen door AIRY SHAW (1973: 325) is een voorbeeld van wat wij beschouwen als "valse homonymen" (GOETGHEBEUR & VANDE PLASSCHE 1986: ter perse). Wat daar had moeten staan, is Cyclocampe auct., non Steud.: Benth. ex Hook. f.!

Cyprolepis Steud., nom. nud. (= Kyllinga).

Deze naam is door STEUDEL (1850: 229) vermeld in een tussentijds rapport over de vorderingen van zijn Synopsis Plantarum Glumacearum, waarin dit taxon tenslotte als Lyprolepis werd beschreven (STEUDEL 1855: 130).

Daphonante Schrad. ex Nees, nom. nud. in syn. (= Calypptocarya).

Dornera Heuff. ex Schur, nom. nud. in syn. (= Carex).

Duvaljouvea Palla, nom. nud. (= Cyperus).

Elynanthus "Nees" (= Tetraria).

Opnieuw zien we hier een geval van valse homonymie, opgenomen in de Index Kewensis en in AIRY SHAW (1973: 410), mede veroorzaakt door de moeilijk te interpreteren inhoud van Elynanthus P. Beauv. ex Lestib. Meer details hieromtrent zijn te vinden bij Tetraria (genus 12.9).

Eriochaeta Torr. ex Steud., nom. nud. in syn. (= Rhynchospora).

Gymnochaete "Benth. et Hook. f." (= Gymnochaeta Steud.).

Hier is weer een verkeerde auteursaanduiding gebeurd, startend met de Index Kewensis, en ook opgenomen in AIRY SHAW (1973: 519).

Halostemma Wall. ex Benth., nom. nud. in syn. (= Mapania).

Heleophila "Schult." (= Schoenoplectus).

Dit berust op een vergissing bij SCHULTES (1824: 2), nl. een verkeerde weergave van Heleophylax Lestib., opgenomen door de Index Kewensis en bij AIRY SHAW (1973: 539).

Hellmuthia Steud., nom. nud. (= Hellmuthia).

Een situatie vergelijkbaar met die van Cyprolepis, waarbij echter de naam ongewijzigd is gebleven.

Hypophialium Nees, nom. nud. in syn. (= Ficinia).

Kleistocalyx Steud., nom. nud. (= Rhynchospora).

Opnieuw dezelfde situatie als bij Cyprolepis, maar dan helemaal vergelijkbaar, inclusief de wijziging van de oorspronkelijke naam tot Cleistocalyx.

Lepidospora "F.v. Muell." (= Schoenus).

Ook dit is een foutieve weergave van de oorspronkelijke situatie, nl. Chaetospora sectio Lepidospora, startend met de Index Kewensis, en overgenomen door AIRY SHAW (1973: 656).

Lepistachya Zipp. ex Kurz, nom. nud. in syn. (= Mapania).

Lepistachya Zipp. ex Miq., nom. nud. in syn. (= Mapania).

Megarrhena Schrad. ex Nees, nom. nud. in syn. (= Androtrichum).

Microlepis Schrad. ex Nees, nom. nud. in syn. (= Lagenocarpus).

Mitrocarpa Torr. ex Steud., nom. nud. in syn. (= Eleocharis).

Monandrus Vorster, nom. inval.

Deze naam verscheen in een doktoraal proefschrift (VORSTER 1978: 322) voor een groepje eenjarige planten die uit Marriscus werden gelicht. Deze auteur heeft nog enkele bijkomende gegevens nodig vooraleer te kunnen overgaan tot de formele publicatie (VORSTER 1985, in litt.).

Neilreichia "Kotula" (= Carex).

Deze -niet bestaande!- naam werd als zodanig opgenomen in de Index Kewensis, maar KRECZETOWICZ (1937: 31) wees erop dat de bedoeling van de Poolse auteur zeer slecht begrepen is, wanneer hij het had over "Carex umbrosa (sensu Neilreich)", maar dan wel in het Pools!

Neosenaea K. Schum. ex Pfeiffer, nom. nud. in syn. (= Lagenocarpus).

Nomochloa "Nees" (= Pleurostachys).

Een vals homonym, opgenomen in de Index Kewensis en later in AIRY SHAW (1973: 798), wat eigenlijk moet worden geciteerd als Nomochloa auct., non P. Beauv. ex Lestib.: Nees.

Ophrydium Schrad. ex Nees, nom. nud. in syn. (= Scleria).

Orobium Schrad. ex Nees, nom. nud. in syn. (= Lagenocarpus).

Pachymitra Nees, nom. nud. in syn. (= Rhynchospora).

Phacellanthus Steud., nom. nud. (= Gahnia).

Phaenopyrum Schrad. ex Nees, nom. nud. in syn. (= Lagenocarpus).

Pleuranthus Pers., nom. nud. in syn. (= Dulichium).

Pseudocyperus Steud., nom. nud. (= Fimbristylis).

Zoals o.a. Cyprolepis is deze naam verschenen in een tussentijds rapport (STEUDEL 1850: 229), maar in tegenstelling tot de andere namen, is deze later niet behouden voor een genus maar werd in de synonymie van Fimbristylis bahiensis opgenomen (STEUDEL 1855: 108).

Pseudolipocarpa Vorster, nom. inval. (= Alinula).

Hier hebben we eenzelfde geval als Monandrus, maar dit genus is monotypisch.

Pterachne Schrad. ex Nees, nom. nud. in syn. (= Ascolepis).

Pterochaete Arn. ex Böck., nom. nud. in syn. (= Rhynchospora).

Pterocyperus Opiz, nom. nud. (= Cyperus).

Volgens HOLUB & POUZAR (1967: 413) is deze naam wellicht bedoeld voor een nieuw genus, gebaseerd op Cyperus sectio Pterocyperus Peterm., maar elke referentie hiernaar ontbreekt, waardoor deze verhoging in rang niet valied is gepubliceerd.

Pterogyne Schrad. ex Nees, nom. nud. in syn. (= Ascolepis).

Ptychocarya R.Br. ex Wall., nom. nud. in syn. (= Scirpodendron).

Reigera Opiz, nom. nud. (= Bolboschoenus).

Scuria "Rafin." (= Carex).

Dit is vergelijkbaar met de situatie bij Lepidospora, nl. een verkeerde weergave van Carex subgenus Scuria Rafin., opgenomen in de Index Kewensis, en overgenomen door AIRY SHAW (1973: 1053).

Somphocarya Torr. ex Steud., nom. nud. in syn. (= Eleocharis).

Sorostachys Steud., nom. nud. (= Cyperus).

Eenzelfde geval als Hellmuthia, nl. oorspronkelijk verschenen in een tussentijds rapport (STEUDEL 1850: 15), zonder beschrijving, en pas later voorzien van een validerende beschrijving (STEUDEL 1854: 71).

Terobera Steud., nom. nud. (Machaerina).

Een identieke situatie als bij Sorostachys!

Triodon L.C. Rich., nom. inval. (= Rhynchospora).

Deze naam is invalied gepubliceerd, doordat ze als een synonym is opgenomen onder Rhynchospora, ondanks de aanwezigheid van een beschrijving en de verantwoordelijkheid van een andere auteur dan die van het hoofdwerk.

Triodus Rafin. (= Carex).

Volgens MERRILL (1949: 79) is dit een foutieve weergave door de Index Kewensis, en overgenomen door AIRY SHAW (1973: 1177) van Carex subgenus Triodex Rafin.

Ulea C.B. Clarke ex Pfeiffer, nom. nud. in syn. (= Exochogyne).

Ulea-Flos C.B. Clarke ex Pfeiffer (= Exochogyne).

Opnieuw een verkeerde referentie uit de Index Kewensis, voor Ulea flos-euphorbiae C.B. Clarke ex Pfeiffer, nom. nud. in syn.

Ungeria Nees ex C.B. Clarke, nom. nud. in syn. (= Cyperus).

B. Nomina generica dubiaAglaia Allamand, nom. rej. vs. Aglaia Lour. (= ?).

Door FARR c.s. (1979: 40) wordt dit genus de Cyperaceae toegewezen. De Index Kewensis en AIRY SHAW (1973: 33) zetten het met een vraagteken in Cyperus. De oorspronkelijke publicatie, noch enig typemateriaal kon worden bestudeerd.

Androcoma Nees (= ?).

Door o.a. KOYAMA (1958: 291) wordt deze ene soort als synonym van Scirpus giganteus Kunth beschouwd, die wellicht tot sectio Trichophorum (Pers.) Darl. kan worden gerekend. Niettemin had NEES (1840: 396-397) duidelijk gewezen op de verlengde meeldraden, en wanneer we dan als vindplaats "Bonaria" vermeld zien, doet dit zeer sterk denken aan Androtrichum. Een studie van het typemateriaal is dus gewenst.

Aplostemon Rafin. (= ?).

Dit genus blijkt gebaseerd op een zeer heterogeen mengsel van Baeothryon-, Blysmus-, Eleocharis- en Fimbristylis-soorten. Zonder studie van de oorspronkelijke beschrijving, waarvoor MERRILL (1949: 77) en FARR c.s. (1979: 112) elk een verschillende referentie geven, is dit zaakje niet te splitsen, en kan deze naam niet in een of andere synonymie worden opgenomen.

Blepharolepis Nees, nom. illeg. (= ?).

Alhoewel duidelijk valied gepubliceerd, is deze naam niet opgenomen door FARR c.s. (1979: 210). De Index Kewensis en AIRY SHAW (1973: 144) stellen ze gelijk aan Scirpus (s.l.); persoonlijk denk ik meer aan een gelijkenis met Rhynchospora. Het typemateriaal (Gardner 1215, W) kan de oplossing brengen. Veel belang heeft deze naam evenwel niet, vermits ze een jonger homonym is van Blepharolepis Nees (Aizoaceae), en als zodanig illegitiem.

Blysmoschoenus Palla, nom. nud. (= ?).

Ook hier heb ik de oorspronkelijke publicatie niet gezien, en noch de Index Kewensis, noch AIRY SHAW (1973: 146) geven een aanduiding van de verwantschap.

Bobartella Gaertn., nom. nud. in syn. (= ?).

GAERTNER (1788: 11-12) vermeldt als eerste soort in zijn genus Mariscus, M. mucronatus Gaertn., een soort die hij in verband brengt met Schoenus mucronatus L. En tussen haakjes wordt dan de naam Bobartella geplaatst. Dit lijkt me een verwijzing naar Bobartia L., meer bepaald B. indica L., nu bekend als synonym van Cyperus arenarius L., een verwante van Schoenus mucronatus L., dat zelf een synonym is van Cyperus capitatus Vand. Een bijkomend probleem wordt echter gevormd door de beschrijving en illustratie van M. mucronatus Gaertn., die niet met een

cyperoïde plant overeenstemmen, maar eerder een rhynchosporoïde affiniteit doen vermoeden. Bijgevolg is de betekenis van deze naam onzeker, en ook zo de synonymie.

Caricina St.-Lag. (= Carex).

Een taxon, afgesplitst uit Carex, opgenomen in de Index Kewensis en in AIRY SHAW (1973: 204), maar niet in FARR c.s. (1979: 291). Misschien is deze naam niet valied gepubliceerd, of ze is over het hoofd gezien, maar bij ontstentenis van de oorspronkelijke tekst kan ik hier geen oordeel uitspreken.

Caricinella St.-Lag. (= Carex).

Dit is hetzelfde probleem als bij Caricina.

Chamaexiphium Hochst., nom. nud. (= ?).

Dit genus omvatte een enkele soort, Ch. clandestinum (Steud.) Hochst., comb. illeg., uit Ethiopië, vaak in verband gebracht met Ficinia, maar de werkelijke identiteit van het (jonge) specimen is onbekend (ARNOLD & GORDON-GRAY 1978: 418-420).

Chamaexyhium Hochst. ex Steud. (= ?).

De vorige naam werd, onder licht gewijzigde vorm, van een validerende beschrijving voorzien, met bijvoeging van een tweede soort, een Zuidafrikaanse Ficinia, nu bekend als F. pygmaea Böck. Voor de eerste soort blijft het reeds gesignaleerde probleem bestaan.

Chionoglochin Gandoger. (= Carex).

Door het ignoreren van Gandoger's Flora Europae inzake soortsnamen (STAFLEU & COWAN 1976: 910-911), is wellicht ook deze generische naam niet in de indexen binnengeraakt, slechts door AIRY SHAW (1973: 242) wordt ze vermeld. Zelf heb ik het werk niet gezien, over de validiteit e.d. kan ik me dus niet uitspreken.

Dichismus Rafin. (= ?).

Vermeld door FENZL (1837: 119, sub Distichmus) als verwant met Scirpus, en door MERRILL (1949: 77) als "nomen subnudum", eveneens in de synonymie van Scirpus. Daarmee blijft de onduidelijkheid echter bestaan, want beide auteurs beschouwen het genus Scirpus in de brede, heterogene zin.

Diplarinus Rafin. (= ?).

Opnieuw een verwante van Scirpus s.l., vermeld door FENZL (1837: 119, sub Diplarrhinus), en door MERRILL (1949: 77) als "nomen, nota".

Elynanthus P. Beauv. ex Lestib. (= ?).

Een valied beschreven genus, maar de beschrijving heeft een geringe diagnostische waarde. Zowel de Index Kewensis als AIRY SHAW (1973: 410) nemen deze naam op als genus dubium. NEES



(1834a: 298) heeft gepoogd om ze een bepaalde inhoud toe te kennen (nl. = Tetraria), maar vooreerst is deze keuze gewoonweg arbitrair en zonder kennis van typemateriaal doorgevoerd, en ten tweede kan dit genus daarom nog niet worden geciteerd als Elynanthus Nees (zie deel 9A).

Epiandria K.B. Presl (= Gahnia).

Reeds door BENTHAM (1883: 1066) wordt dit genus in de synonymie van Gahnia opgenomen, en later zo hernomen in de Index Kewensis en AIRY SHAW (1973: 418). FARR c.s. (1979: 626) echter hebben ze niet vermeld, en door de zeldzaamheid van het oorspronkelijke drukwerk kon nog geen controle i.v.m. mogelijke invaliditeit worden uitgevoerd.

Euphrosine Allamand (= ?).

Opnieuw een genus, voorzien van een onduidelijke beschrijving, waardoor de bekende indexen dit zelfs slechts met twijfel tot de Cyperaceae durven rekenen.

Gussonea J.S. & K.B. Presl (= Fimbristylis).

Goed valide en duidelijk beschreven, en tot een bekende Fimbristylis-soort terug te voeren (KERN 1974: 540). Het probleem wordt gevormd door de preciese publikatiedatum die nog niet is bekend, en eventueel kan maken dat deze naam een jonger homonym wordt van Gussonea A. Rich. (Orchidaceae), gepubliceerd 9-1828.

Leptolepis Böck. (= ?).

Eveneens een goed beschreven monotypisch genus, gebaseerd op een enkel specimen, dat ik evenwel nog niet heb kunnen bestuderen. Afgaande op de beschrijving lijkt het mij te behoren tot Blysmus. Waarom AIRY SHAW (1973: 659) dit als gemengd Blysmus + Carex beschouwt, is me niet helemaal duidelijk.

Limnocharis Kunth (= Eleocharis).

Door de Index Kewensis en AIRY SHAW (1973: 672) is foutief naar deze naam gerefereerd, eigenlijk zien we bij KUNTH (1837: 153) vermeld staan "Limnocharis Nees", als een niet nader gepreciseerd onderdeel van Eleocharis. De origine van Limnocharis Nees is mij echter onbekend.

Linagrostis Michx. ex Scop. (= Eriophorum).

Deze auteursaanduiding is opgenomen in de Index Kewensis, dit in tegenstelling tot AIRY SHAW (1973: 674) en FARR c.s. (1979: 987) die slechts Linagrostis Guett. hebben opgenomen. Wellicht is deze tegenspraak te verklaren doordat deze naam een prelinneaanse oorsprong heeft bij Tournefort, en de korrekte auteursnaam kan slechts worden gevonden na een intensieve speurtocht doorheen de vroege postlinneaanse litteratuur.

Linagrostis Zinn (= Eriophorum).

Eveneens opgenomen in de Index Kewensis (suppl. 13), maar zonder aanduiding van een mogelijk synonym. Zeer waarschijnlijk gaat het opnieuw om een geval zoals bij de vorige naam, en kan dit tot Linagrostis Guett. worden gecorrigeerd.

Lonchostylis Torr. (= Rhynchospora).

Vermeld in de Index Kewensis en bij AIRY SHAW (1973: 683), niet echter bij STEUDEL (1840 & 1855), noch bij FARR c.s. (1979: 1002). Wellicht schort een en ander met de validiteit: te controleren.

Macherina Nees (= ?).

Een referentie die slechts opduikt bij AIRY SHAW (1973: 698). Wellicht had daar moeten staan Machaerina auct., non Vahl: Nees, maar de bedoelde publikatie is daar niet aangegeven. Wellicht gaat het om een Lepidosperma-soort.

Mariscus Gaertn., nom. rej. versus Mariscus Vahl (= ?).

Bij GAERTNER (1788: 11) vinden we een referentie naar een prelinneaans werk met "Mariscus Hall.", en de drie opgenomen soorten vormen een mengsel van twee soorten uit "Mariscus Vahl", en een derde (de eerste!) waarbij illustratie, beschrijving en referenties elkaar tegenspreken. Meer details worden verstrekt bij de bespreking van de Mariscus-taxonomie (genus 8.7). De Index Kewensis stelt dit gelijk aan Mariscus Vahl, bij AIRY SHAW (1973: 715) zien we "Rhynchospora Vahl, Mariscus Vahl, etc.", en FARR c.s. (1979: 1043) maken hiervan een nomenklatorisch synoniem van Schoenus.

Microchaeta Reichb. (= Rhynchospora).

Opgenomen in de Index Kewensis, met een niet terug te vinden referentie ("Nom. Ind. 192 (1841)"), niet bij FARR c.s. (1979: 1085) vermeld, dus misschien gebaseerd op een vergissing. Het naspeuren kan evenwel belangrijk blijken, vermits een mogelijke concurrentie bestaat met Microchaeta Nuttall, in hetzelfde jaar gepubliceerd.

Phragmites Allamand (= ?).

Slechts bij AIRY SHAW (1973: 890) vermeld, en van zeer onzekere affiniteit: "? Cyperaceae. Quid?".

Phyllostachys Torr. (= Carex).

Opgenomen door STEUDEL (1840: 328) en gelijkgesteld met Carex willdenowii, later ook in de Index Kewensis en bij AIRY SHAW (1973: 894). Maar opnieuw bij FARR c.s. (1979: 1331) ontbreekt deze naam. Bijgevolg moeten de validiteit e.d.m. in de oorspronkelijke publikatie worden gecontroleerd.

Pterygolepis Reichb. (= Schoenoplectus).

Net zoals Microchaeta opgenomen in de Index Kewensis met een niet teruggevonden referentie ("Nom. 236 (1841)"), en niet vermeld bij FARR c.s. (1979: 1459), vandaar dat ernstig kan worden getwijfeld aan de korrektheid van deze referentie. Misschien houdt deze naam verband met Pterolepis Schrad.

Scirpocyperus Mich. ex Montandon (= ?).

Opnieuw een moeilijk na te speuren referentie uit de Index Kewensis, en overgenomen door AIRY SHAW (1973: 1047). Deze naam wordt als synonim van Scirpus (s.l.) aangegeven, meer gegevens over de preciese plaats ontbreken.

Trasi P. Beauv. ex Lestib. (= ?).

Op deze wijze gespeld in LESTIBOUDOIS (1819: 32), maar als "Trasis" overgenomen in de Index Kewensis en door AIRY SHAW (1973: 1165), werd het vaak als synonim van Cladium s.l. beschouwd. NEES (1834a: 298) preciseerde dit als Machaerina, hoewel zijn twijfel bleef bestaan door de onvoldoende diagnostische kenmerken bij LESTIBOUDOIS (l.c.).

Trichoballia K.B. Presl (= ?).

Dit genus wordt door de Index Kewensis vermeld met drie soorten, 2 behoren tot Tetraria, en de derde tot Lepidosperma, AIRY SHAW (1973: 1169) zet het in de synonymie van Tetraria; door FARR c.s. (1979: 1785) tenslotte wordt deze naam niet vermeld. Bevestiging van de validiteit lijkt dus gewenst.

### C. Nomina generica excludenda

---

#### Bobartia L. (Iridaceae).

Uit de beschrijving blijkt geen enkel probleem, en zonder veel moeite kan dit monotypisch genus in de synonymie van Cyperus arenarius Retz. (zie Galilea genus 8.5d) worden opgenomen. Tegenover de jongere, maar meer gebruikte naam Bobartia Ker-Gawl. (Iridaceae) werd ze verworpen, tenminste tot en met de Seattle-Code (STAFLEU 1972: 289); zo wordt ze ook nog aangegeven in FARR c.s. (1979: 212). Vanaf de Leningrad-Code (STAFLEU 1978: 315) echter wordt Bobartia L. gekonserveerd, maar met de inhoud van Bobartia Ker-Gawl., dus als Iridaceae-genus. Wat is er gebeurd? STRID (1974) heeft het basismateriaal terug opgezocht, en het blijkt dat de elementen van de protoloog volledig diskordant zijn: het specimen door Linnaeus bestudeerd is een Zuid-afrikaanse Iridacee, terwijl de beschrijving en een synonym wijzen naar een Cyperacee. De argumentatie ten voordele van de specimen-gebaseerde interpretatie heeft het tenslotte gehaald.

#### Calisto Néraud (= Gaimardia, Restionaceae).

Dit genus wordt door NERAUD (in GAUDICHAUD 1826: 26) eigenlijk terloops vermeld in een lopende tekst, tijdens de eerder romantische beschrijving van een exploratietocht. Een korte, Franse "beschrijving" vergezelt deze nieuwe naam, maar referenties naar een of andere verzameling, of aanduidingen van een of meer nieuwe soorten ontbreken volledig. Het is GAUDICHAUD (1826: 26, in adnot.) zelf die in een voetnoot aangeeft wat deze mysterieuze naam eigenlijk betekent. PFEIFFER (1871-1875: 533) beschouwt ze als een nom. nud.; bij FARR c.s. (1979: 262) wordt GAUDICHAUD, m.i. ten onrechte, als auteur aangegeven.

#### Durandia Böck. (= Xiphidium, Haemodoraceae).

Dit is een zeer merkwaardig geval, waarbij een behoorlijk duidelijke Xiphidium door een ervaren cyperoloog als een nieuwe Cyperaceae-soort in een nieuw genus wordt beschreven, ondanks het afwijkende bloemgestel, de zeer ongewone vruchten, de vreemde bladeren, ... Reeds door CLARKE (1908b: 467) werd het typespecimen, Tonduz 8402, uit Costa Rica (BR!), als Xiphidium coeruleum Aubl. herkend. AIRY SHAW (1973: 395) plaatst Durandia in de synonymie van Scleria!

#### Tonduzia Böck. ex Tonduz, nom. nud. (= praec.).

Deze auteur had van Böckeler vernomen dat zijn Costari- caanse verzameling enige merkwaardige planten bevatte, en wellicht zelfs een nieuw en nog te publiceren genus, waarvoor de hier besproken naam werd gesuggereerd of aanvaardbaar geacht (TONDUZ 1895: 464), maar pas later werd gepubliceerd en voorzien van een beschrijving... onder een andere naam Durandia (BÖCKELER 1896: 160, 173).

## 10. SAMENVATTING

---

De Cyperaceae vormen een van de vele families die aan een wereldwijde revisie toe is. Momenteel worden 80-90 genera algemeen erkend voor de naar schatting 5000 soorten. Als dichtste verwant blijkt zeer duidelijk de familie Juncaceae. De bloeimorfologie van de Cyperaceae is slecht begrepen, ondanks het feit dat de interpretatie van deze structuren de basis vormt van alle voorgestelde klassifikaties. Dit blijkt duidelijk uit een overzicht van de belangrijkste gepubliceerde systemen: sommige auteurs leiden de tweeslachtige bloemetjes af uit de eenslachtige, anderen net omgekeerd, en een belangrijk deel heeft (partieel) onnatuurlijke klassifikaties voorgesteld. Wij hebben gestreefd naar een holosystematische benadering, om a.h.v. talrijke kenmerken uit zoveel mogelijk verschillende disciplines natuurlijke, fylogenetisch verantwoorde groepen te definiëren.

Alle voor Cyperaceae gepubliceerde genusnamen (meer dan 500) werden bestudeerd. Een groot deel daarvan zijn eenvoudig tot synoniemen van meer bekende en min of meer regelmatig aanvaarde genera te herleiden. De ongeveer 120 overblijvende genera krijgen dan een individuele behandeling. Van elk dergelijk genus werden zoveel mogelijk soorten bestudeerd, in totaal meer dan 900, met de nadruk op de "kritische" soorten, te herkennen aan hun synonymie. Bijzonder veel aandacht ging hierbij uit naar bloemgestelstructuur en -morfologie (origineel), embryografie (origineel + litteratuur) en anatomiotype (litteratuur). Daarnaast zijn gegevens verzameld uit diverse disciplines, zoals de karyologie, palynologie, parasitisme, fytogeografie, biochemie,...

Voor de eigenlijke bespreking van de genera moeten we de feiten die daar worden geïnterpreteerd eerst in het ruimer kader van de gehele familie plaatsen. De waargenomen diversiteit van bloeimorfologische, embryografische en anatomische kenmerken wordt beschreven en tot een typologische reeks verwerkt. De termineersleutels vereenvoudigen het opzoeken van het type voor nieuw toe te voegen bloeimorfologische en embryografische waarnemingen.

- \* De bloeistrukturen worden hier beschouwd in het licht van de gonofyl theorie (MELVILLE 1960, 1962 & 1963) en de gelijkende anthocorm theorie (MEEUSE 1972, 1975a & 1975b). Ze worden opgevat als structuren opgebouwd uit duale eenheden met een axillerend deel van bladnatuur en een geaxilleerd deel van asnatuur. De tweeslachtige bloemetjes met niet-trimeer bouwplan stellen we ons voor als het meest oorspronkelijk type; op de tweede trap bevinden zich de tweeslachtige, geoligomeriseerde, trimere bloemetjes; door reductie leiden we hieruit de derde trap af, eenslachtige bloemetjes met rudimentaire aanwezigheid van het andere geslacht; bij vérgaande reductie tenslotte komen we terecht bij de eenslachtige bloemetjes zonder enig spoor van het andere geslacht. Veel van het vroeger gepubliceerde werk in deze discipline is onbetrouwbaar gebleken. Vrijwel alle hier behandelde soorten (ca. 900) zijn voor het eerst of opnieuw bestudeerd. De problemen i.v.m. homologie, interpretatie en techniek komen uitvoerig aan bod. Uit de verzamelde gegevens is een typologische bloeiklassifikatie gedistilleerd met 19 types (herleidbaar tot 8 basistypes), te bepalen a.h.v. een determineersleutel.
  
- \* Het embryo wordt hier geïnterpreteerd als kotylloos, naar JACQUES-FELIX (1957a, 1958b & 1982). Het bezit een primaire stengel die zijn groei prematuur beëindigt en meest als "kotyl" wordt aangeduid. Zijn rol van stengel wordt overgenomen door een laterale as, geaxilleerd door een gesupprimeerd orgaan van bladnatuur (nog herkenbaar bij sommige Poaceae als epiblast), en met het koleoptiel als eerste blaadje (profyl) op deze laterale as. Veel embryografische gegevens worden ontleend aan diverse verhandelingen, waarvan een aantal achteraf werden gepubliceerd (VAN DER VEKEN 1964 & 1965; VERBELEN 1969 & 1970; VANHECKE 1970 & 1974; VAN DER LINDEN 1971; VAN BERGEN 1977). Voor een 100-tal min of meer kritische taxa is een eerste studie of een controle uitgevoerd. Uit de gegevens over deze en de ca. 600 reeds vroeger bestudeerde soorten, werd een gedetailleerde typologie uitgewerkt met 16 embryotypes (herleidbaar tot 6 basistypes), te bepalen a.h.v. een determineersleutel.
  
- \* Drie belangrijke anatomietypes (en een vierde, zeldzame) kunnen worden onderscheiden. Enerzijds kennen we het eucyperoïde type, het symplesiomorfe basispatroon; hieruit zijn de andere drie types onafhankelijk tot ontwikkeling gekomen, het chlorocyperoïde, het fimbristylidoïde en het chlororhynchosporoïde type. Deze gegevens konden groten-deels uit de litteratuur worden bijeengebracht, mede dank zij het standaardwerk over de Cyperaceae-anatomie van METCALFE (1971).

Bij het klassificeren van deze genera is gepoogd om op een rationele manier te werk te gaan. Een zeer logisch gekonstrueerd denkschema om fylogenetische patronen te rekonstrueren vinden we in de fylogenetisch-systematische methode van HENNIG (1950, 1965 & 1966), die nu bekend staat als de "cladistiek". Verschillende benaderingswijzen zijn hiervoor geformuleerd; enkele worden hier kort besproken en gesitueerd (FARRIS et al. 1970; ASHLOCK 1974; WAGNER 1980; DUNCAN et al. 1980; MEACHAM 1981). Konkreet worden de genera, tribus en subfamilies op een cladogram geplaatst met hun resp. synapomorfieën, indien deze konden worden achterhaald, waardoor hun fylogenetische positie en taxonomische waarde duidelijk worden geïllustreerd. Op een aantal bellendiagrammen (DAHLGREN 1975) is het taxonomisch areaal van enige taxonomisch interessante kenmerken weergegeven. Deze cladogrammen en diagrammen moeten evenwel verder worden uitgewerkt en zijn als een voorlopig resultaat te beschouwen. Hierbij worden ook enige gedachten geformuleerd over de criteria die worden gebruikt voor generische begrenzingen. Het blijkt dat taxonomische groepen relatief eenvoudig zijn te herkennen, maar dat het toekennen van een bepaalde rang aan deze supraspecifieke taxa eerder arbitrair verloopt. Bijkomende problemen worden veroorzaakt door de kleine afmetingen van de bloeistrukturen die het praktisch werk met de planten moeilijk maken.

Uiteindelijk komen we tot het erkennen -in sommige gevallen voorlopig- van 107 genera, verdeeld over 17 tribus en deze over 4 subfamilies (Mapanioideae, Cyperoideae, Sclerioideae en Caricoideae), omschreven door de 4 evolutieve stappen die we voor de bloembouw hadden erkend (overzicht van de subfamilies, tribus en genera p. 189-191!).

Eerst geven we een determineersleutel voor de subfamilies en de tribus. Na de bespreking van de subfamilies en de onderlinge affiniteiten van de samenstellende tribus start de bespreking van de individuele genera. Deze worden in systematische volgorde behandeld, gerangschikt per tribus.

Voor elke tribus worden aangegeven: 1) de samenstellende genera met hun soortenaantal en hun areaal, 2) een determineersleutel tot de genera, en 3) een bespreking van de onderlinge affiniteiten van de genera.

De bespreking van de genera volgt eveneens een vastgelegd patroon:

- 1) een taxonomisch gedeelte met aanduiding van de typesoort, een en ander over de vroegere taxonomische opvattingen, infragenerische indeling, nomenklatorische ("objektieve") en taxonomische ("subjektieve") synonymie,...
- 2) een opsomming van de bloeimorfologische (origineel, geïllustreerd), embryografische (origineel + litteratuur, geïllustreerd) en anatomische gegevens (litteratuur), per soort of algemeen indien het genus voldoende homogeen lijkt.
- 3) eventueel aanvullende gegevens (origineel + litteratuur), die niet in punt 2 kunnen worden opgenomen, zoals een meer gedetailleerde uiteenzetting over problematische structuren, of discussies over alternatieve verklaringen, ongewone of tegenstrijdige waarnemingen,...
- 4) een evaluatie van al deze gegevens, die een synthese betekent van de argumenten pro en contra een generische erkenning.

Tenslotte volgen nog drie lijsten met de resp. invalied gepubliceerde genusnamen, probleemgevallen en uit te sluiten genusnamen, die in alfabetische orde worden besproken. Een alfabetische lijst met alle voor Cyperaceae-genera gepubliceerde namen (ca. 525) plus verwijzing naar de plaats van behandeling besluit dit werk.



## 11. REFERENTIELIJST

- 
- AIRY SHAW, H.K. (1973). Willis' dictionary of the flowering plants and ferns. 8e ed. University Press, Cambridge: XXII + 1245 + LXVI p.
- AKADEMIA NAUK SSSR (1974). Chromosome numbers of flowering plants. Nauka, Leningrad: 926 p.
- ARNAL, C. (1952). Essai sur la répartition des sexes chez les Carex. Ann. Univ. Sarav. 1: 102-114, 4 pl.
- ARNOLD, T.H. & GORDON-GRAY, K.D. (1978). Notes on the genus Ficinia: F. pygmaea, F. limosa, F. clandestina and nine new taxa from the southwestern Cape, South Africa. Bothalia 12: 405-420, 14 fig.
- & — (1982). Notes on the genus Ficinia (Cyperaceae): morphological variation within the section Bracteosae. Bothalia 14: 15-26, 6 fig.
- ASCHERSON, P. & GRAEBNER, P. (1904). Synopsis der mitteleuropäischen Flora 2(2): 225-384. Engelmann, Leipzig.
- ASHLOCK, P.D. (1971). Monophyly and associated terms. Syst. Zool. 20: 63-69.
- (1972). Monophyly again. Syst. Zool. 21: 430-438.
- (1974). The uses of cladistics. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 81-99, 6 fig.
- (1984). Monophyly: its meaning and importance. In: DUNCAN, T. & STUESSY, T.F., Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history: 39-46.
- AUQUIER, P. (1963). Critères anciens et modernes dans la systématique des Graminées. Natura Mosana 16: 63 p., 15 fig.
- AVERY, G.S. (1930). Comparative anatomy and morphology of embryos and seedlings of maize, oats, and wheat. Bot. Gaz. 89: 1-39, 68 fig.
- BAAS, P. (1969). Comparative leaf anatomy of Hypolytrum. Not. Jodrell Lab. Kew 6: 1-20, 4 pl.
- (1971). Review of C.R. Metcalfe, Anatomy of the Monocotyledons 5. Cyperaceae. Blumea 19: 195.

- BAIJNATH, H. (1975). A study of Cyperus alternifolius L., sens. lat. (Cyperaceae).  
Kew Bull. 30: 521-526, pl. 47.
- & GETLIFFE, F.M. (1977). Studies in Cyperaceae in southern Africa 9. Cyperus prolifer Lam. and some allied species.  
J. S. Afr. Bot. 43: 21-39, ill.
- BAILLON, H. (1891). Dictionnaire de Botanique 3.  
Paris: 756 p., ill.
- (1893). Notes organogéniques et organographiques sur les Carex.  
Bull. Soc. Linn. Paris 2: 1097-1101.
- (1894). Histoire des Plantes. 12 (Cyperaceae: 335-382).  
Hachette, Paris: 611 p.
- BALLARD, F. (1932). The genus Mariscopsis.  
Kew Bull. 1932: 457-458.
- (1933). Queenslandiella hyalina (Vahl) Ballard.  
Hook. Icon. Pl., ser. 5, 1: 3 p., t. 3208.
- (1934). Rhynchospora confusa Ballard.  
Hook. Icon. Pl., ser. 5, 2: 3 p., t. 3250.
- (1935). Mariscus bowmannii (F. Muell.) C.B. Clarke.  
Hook. Icon. Pl., ser. 5, 3: 2 p., t. 3260.
- BARNARD, C. (1957). Floral histogenesis in the Monocotyledons. 2. The Cyperaceae.  
Austr. J. Bot. 5: 115-128, 22 fig., 1 pl.
- (1958). Floral histogenesis in the Monocotyledons. 3. The Juncaceae.  
Austr. J. Bot. 6: 285-289, 23 fig., 1 pl.
- BARROS, M. (1933). La sistemática del género Androtrichum, in: HERTER, G., Estud. Bot. Reg. Urug. 13: 178-180.
- BARTLETT, H.H. (1940). The concept of the genus 1. History of the generic concept in botany.  
Bull. Torrey Bot. Club 67: 349-362.
- BARTLING, F.T. (1830). Ordines naturales plantarum (Cyperaceae: 32-34).  
Dieterich, Göttingen: IV+498 p.
- BECKER, H.F. (1962). Reassignment of Eopuntia to Cyperacites.  
Bull. Torrey Bot. Club 89: 319-330, 16 fot.
- BEETLE, A.A. (1941a). Studies in the genus Scirpus L. 2. The section Baeothryon Ehrh.  
Amer. J. Bot. 28: 469-476.
- (1941b). Studies in the genus Scirpus L. 3. The American species of the section Lacustres Clarke.  
Amer. J. Bot. 28: 691-700.

## 11. Referenties

- BEETLE, A.A. (1942a). Studies in the genus Scirpus L. 4. The section Bolboschoenus Palla.  
Amer. J. Bot. 29: 82-88
- (1942b). Studies in the genus Scirpus L. 5. Notes on the section Actaeogeton Reich.  
Amer. J. Bot. 29: 653-656.
- (1943). Studies in the genus Scirpus L. 6. The section Schoenoplectus Palla.  
Amer. J. Bot. 30: 395-401.
- (1944). Studies in the genus Scirpus L. 7. Conspectus of sections represented in the Americas.  
Amer. J. Bot. 31: 261-265.
- (1945). The genus Isolepis R.Br.  
Amer. Midl. Natur. 34: 723-734.
- (1946). Studies in the genus Scirpus L. 8. Notes on its taxonomy, phylogeny and distribution.  
Amer. J. Bot. 33: 660-666.
- (1947). Poales, Cyperaceae, Scirpeae 1.  
North American Flora 18(8): 481-504.
- (1949). Annotated list of original descriptions in Scirpus.  
Amer. Midl. Natur. 41: 453-493.
- BENL, G. (1937). Eigenartige Verbreitungseinrichtungen bei der Cyperaceengattung Gahnia Forst.  
Flora, n.F., 31: 369-386, 11 fig.
- (1940). Die Systematik der Gattung Gahnia Forst.  
Bot. Arch. 40: 151-257, 30 fig.
- (1950). Zur Systematik der Cyperaceengattung Gahnia Forst.  
Bot. Jahrb. Syst. 75: 82-89.
- BENTHAM, G. (1873). On the homology of the perigynium in Carex and Uncinia.  
J. Bot. Brit. For. 2: 123-124.
- (1877a). On the distribution of the Monocotyledonous orders into primary groups, more especially in reference to the Australian Flora, with notes on some points of terminology.  
J. Linn. Soc., Bot., 15: 490-520, pl. 7-9.
- (1877b). Exocarya sclerioides (F.v.Muell.) Benth.  
Hook. Icon. Pl. 13: 5-6, t. 1206.
- (1877c). Evandra aristata R.Br.  
Hook. Icon. Pl. 13: 11, t. 1212.
- (1877d). Evandra pauciflora R.Br.  
Hook. Icon. Pl. 13: 11-12, t. 1213.

- BENTHAM, G. (1877e). Carpha alpina R.Br.  
Hook. Icon. Pl. 13: 14, t. 1216.
- (1878). Cyperaceae, in: BENTHAM, G., Flora Australiensis 7: 246-449.  
Reeve, London: XII+806 p.
- (1881a). Notes on Cyperaceae; with special reference to Lestiboudois's  
"Essai" on Beauvois's genera.  
J. Linn. Soc., Bot., 18: 360-367.
- (1881b). Courtoisia cyperoides Nees.  
Hook. Icon. Plant. 14: 29, pl. 1341.
- (1881c). Eriospora pilosa Benth.  
Hook. Icon. Plant. 14: 30, pl. 1342.
- (1881d). Cyathochaete clandestina Benth.  
Hook. Icon. Plant. 14: 31, pl. 1343.
- (1881e). Rhynchospora ruppioides Benth.  
Hook. Icon. Plant. 14: 31-32, pl. 1344.
- (1881f). Arthrostyles aphylla R.Br.  
Hook. Icon. Plant. 14: 32, pl. 1345.
- (1881g). Actinoschoenus filiformis Benth.  
Hook. Icon. Plant. 14: 33, pl. 1346.
- (1881h). Pteroscleria longifolia Griseb.  
Hook. Icon. Plant. 14: 33-34, pl. 1347.
- (1881i). Trianoptiles capensis Fenzl.  
Hook. Icon. Plant. 14: 34-35, pl. 1348.
- (1883). Cyperaceae, in: BENTHAM, G. & HOOKER, J., Genera Plantarum 3:  
1037-1073.  
Reeve, London.
- BERTON, A. (1977). Sur l'anatomie des Scirpus.  
Monde Plant. 72: 1-4, 8 fig.
- BLAKE, S.T. (1937). Notes on Australian Cyperaceae. 1.  
Proc. Roy. Soc. Queensl. 48: 89-94, pl. 2-3.
- (1939). A monograph of the genus Eleocharis in Australia and New Zealand.  
Proc. Roy. Soc. Queensl. 50: 88-132, pl. 7-10.
- (1940). Monographic studies in the genus Fimbristylis (Cyperaceae). 1.  
Univ. Queensland Dept. Biol. Pap. 1(13): 14 p.
- (1943a). Critical notes on the Gramineae and Cyperaceae of South Australia with descriptions of new species.  
Trans. Roy. Soc. S. Austr. 67: 42-61.
- (1943b). Notes on Australian Cyperaceae. 6.  
Proc. Roy. Soc. Queensland 54: 69-74.

## 11. Referenties

- BLAKE, S.T. (1943c). Cyperaceae, in: BLACK, J.M., Flora of South Australia, 2e ed., 1: 139-171, fig. 190-230.  
Government Printer, Adelaide: 253 p., 302 fig.
- (1948). The Cyperaceae collected in New Guinea by L.J. Brass. 3.  
J. Arnold Arbor. 29: 90-112, 1 fig.
- (1949). Notes on Australian Cyperaceae. 7.  
Proc. Roy. Soc. Queensland 60: 45-53.
- (1954). The Cyperaceae collected in New Guinea by L.J. Brass. 4.  
J. Arnold Arbor. 35: 203-238, 3 fig.
- (1957). A new species of Gahnia from eastern Australia.  
Proc. Roy. Soc. Queensl. 68: 37-41, pl. 3.
- (1969). Studies in Cyperaceae.  
Contrib. Queensl. Herb. 8: 1-48, 2 fig.
- BLASER, H.W. (1941a). Studies in the morphology of Cyperaceae. 1. Morphology of the flowers. A. Scirpoid genera.  
Amer. J. Bot. 28: 542-551, fig. 1-86.
- (1941b). Studies in the morphology of Cyperaceae. 1. Morphology of the flowers. B. Rynchosporoid genera.  
Amer. J. Bot. 28: 832-838, fig. 87-133.
- (1944). Studies in the morphology of Cyperaceae. 2. The prophyll.  
Amer. J. Bot. 31: 53-64, fig. 1-55.
- BÖCKELER, O. (1858). Ueber eine neue Cyperaceen-Gattung.  
Bot. Zeitung 16: 249-250.
- (1869). Einige Bemerkungen über die Cyperaceen-Gattung Anosporum.  
Bot. Zeitung 27: 23-26.
- (1870). Die Cyperaceen des königlichen Herbariums zu Berlin.  
Linnaea 36: 271-384, 385-512, 691-768.
- (1873). Zwei neue Cyperaceengattungen, Sphaeropus und Lasiolapis, aus der tribus der Sclerieen, nebst ihren bisher bekannt gewordenen Ar-ten.  
Flora 56: 89-92.
- (1874). Die Cyperaceen des königlichen Herbariums zu Berlin.  
Linnaea 38: 223-256, 257-384, 385-512, 513-544.
- (1875). Die Cyperaceen des königlichen Herbariums zu Berlin.  
Linnaea 39: 1-128.
- (1882). Einige neue Cyperaceen aus der Flora von Rio de Janeiro, nebst Bemerkungen über die Sclerieen-Gattungen Cryptangium Schrad. und Lagenocarpus Nees.  
Flora 65: 350-353.
- (1896). Diagnosen neuer Cyperaceen.  
Allg. Bot. Zeitschr. 2: 157-160, 173-175.

- BOIVIN, B. (1973). Marcel Raymond, 1915-1972.  
Taxon 22: 275-278, 1 foto.
- BÖRNER, C. (1913). Botanisch-systematische Notizen.  
Abh. Naturw. Ver. Bremen 21: 245-282, 8 fig.
- BOUHARMONT, J. (1967). Etude anatomique de l'embryon de riz et de sa germination.  
La Cellule 66: 273-298, 18 fig., 3 pl.
- BREMER, K. & WANNTORP, H.-E. (1978). Phylogenetic systematics in botany.  
Taxon 27: 317-329, 5 fig.
- BRITTON, N.L. (1907). The sedges of Jamaica.  
Bull. Dept. Agric. Jamaica 5, Suppl. 1: 19 p.
- & BROWN, A. (1913). An illustrated Flora of the Northern United States,... 2e ed., 1.  
Scribner, New York: 680 p., 1658 fig.
- BRONGNIART, A. (1833). Description de deux nouveaux genres Becquerelia et Pleurostachys, de la famille des Cypéracées.  
Ann. Sci. Nat. 28: 418-428.
- BROWN, R. (1810). Prodromus Florae Novae Hollandiae... 1. (Cyperaceae: 212-243).  
Johnson, London: p I-VIII+145-590.
- (1818). Observations systematical and geographical..., in: TUCKEY, J.H., Narrative of an expedition to explore the river Zaire..., Appendix 5: 420-485.  
Murray, London: LXXXII+498 p., 14 t.
- BROWN, W.V. (1975). Variations in anatomy, associations, and origins of Kranz tissue.  
Amer. J. Bot. 62: 395-402, 8 fig.
- BRUNDIN, L. (1966). Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges.  
Kongl. Svenska Vetenskapakad. Handl., ser. 4, 11: 1-472.
- BUCHENAU, F. (1906). Juncaceae, in: ENGLER, A., Das Pflanzenreich 25.  
Engelmann, Berlin: 284 p., 121 fig.
- BUGNON, F. (1972). Sur la valeur morphologique des hypomérithalles chez le Scirpus fluitans L.  
C.R. 93e Congr. Nat. Soc. Sav., sect. Sci. 3 (Biol. Végét.): 211-218, 15 fig.
- BULLOCK, A.A. (1958). Indicis nominum familiarum angiospermarum prodromus.  
Taxon 7: 1-35.
- BURGER, W.C. (1977). The Piperales and the Monocots. Alternate hypotheses for the origin of monocotyledonous flowers.  
Bot. Review 43: 345-393, 3 fig.

## 11. Referenties

- BURGER, W.C. (1981). Heresy revived: the Monocot Theory of angiosperm origin. *Evol. Theory* 5: 189-225.
- BURNETT, G.T. (1835). *Outlines of Botany* 1 (Cyperaceae: 354-359). Renshaw, London: 387 p.
- BURTT, B.L. (1977). Classification above the genus, as exemplified by Gesneriaceae, with parallels from other groups. *Plant Syst. Evol.*, Suppl. 1: 97-109.
- CAROLIN, R.C., JACOBS, S.W.L. & VESK, M. (1973). The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae. *Bot. J. Linn. Soc.* 66: 259-275, 1 fig., 6 pl.
- , — & — (1977). The ultrastructure of Kranz cells in the family Cyperaceae. *Bot. Gaz.* 138: 413-419, 5 fig.
- CARUEL, M.F. (1867). Observations organogéniques sur la fleur femelle des Ca-  
rex. *Ann. Sci. Nat.*, ser. 5 (Bot.), 7: 104-111, pl. 8.
- CAVE, M.S. (1958a). Index to plant chromosome numbers for 1956. California Botanical Society: 57 + VII p.
- (1958b). Index to plant chromosome numbers for 1957. California Botanical Society: 61 + VII p.
- (1959a). Index to plant chromosome numbers. Supplement (previous to 1956). California Botanical Society: 61 + IX p.
- (1959b). Index to plant chromosome numbers for 1958. University of North Carolina Press, Chapel Hill: 61 + IX p.
- (1960). Index to plant chromosome numbers for 1959. University of North Carolina Press, Chapel Hill: 59 + IX + 12 p.
- (1961). Index to plant chromosome numbers for 1960. University of North Carolina Press, Chapel Hill: 84 p.
- (1962). Index to plant chromosome numbers for 1961. University of North Carolina Press, Chapel Hill: 160 p.
- (1963). Index to plant chromosome numbers for 1962. University of North Carolina Press, Chapel Hill: 161-252.
- (1964). Index to plant chromosome numbers for 1963. University of North Carolina Press, Chapel Hill: 253-374.
- (1965). Index to plant chromosome numbers for 1964. University of North Carolina Press, Chapel Hill: 375-475 + 13 p.
- CELAKOVSKY, L. (1887). Ueber die ährchenartigen Partialinflorescenzen der Rhynchosporeen. *Ber. Deutsche Bot. Gesellsch.* 5: 148-152.

- CHEADLE, V.I. (1955). The taxonomic use of specialisation of vessels in the metaxylem of Gramineae, Cyperaceae, Juncaceae and Restionaceae. *J. Arnold Arbor.* 36: 141-157, 17 fig.
- & KOSAKAI, H. (1972). Vessels in the Cyperaceae. *Bot. Gaz.* 133: 214-223, 69 fig.
- CHERMEZON, H. (1919a). Un genre nouveau de Cypéracées. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris)* 25: 60-63.
- (1919b). Kyllingia (Cypéracées) nouveaux de Madagascar. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris)* 25: 208-212.
- (1921). Scirpées nouvelles de Madagascar. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 68: 417-426.
- (1922). Sur la position systématique du genre Remirea. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 69: 809-814.
- (1924). Sur la dissémination de quelques Cypéracées. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 71: 849-861, 5 fig.
- (1925). Observations sur quelques Cypéracées de Madagascar. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 72: 168-174.
- (1926a). Sur la feuille de certains espèces de Scleria. *Rev. Gén. Bot.* 38: 337-353, 5 fig.
- (1926b). Sur la structure de la feuille chez le Fimbristylis miliacea. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 73: 260-269, 3 fig.
- (1928). Structure de la tige chez Actinoschoenus thouarsii Benth. *Arch. Bot. Bull. Mens.* 1: 241-248, 2 fig. ("1927").
- (1929a). Les Scleria malgaches du sous-genre Hypoporum. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 76: 554-560.
- (1929b). Les Cypéracées à feuilles ensiformes. *Arch. Bot. Bull. Mens.* 3: 73-101, 12 fig.
- (1931a). Sur quelques Scirpus à épillets basicaules. *Arch. Bot. Bull. Mens.* 3: 193-197 ("1929").
- (1931b). Les Cypéracées du Haut-Oubangui. *Arch. Bot. Bull. Mens.* 4, Mém. 7: 56 p.
- (1933a). Structure de la feuille et de la tige chez Eriospora setifera. *Arch. Bot. Bull. Mens.* 4: 41-59, 9 fig. ("1930").
- (1933b). Observations sur le genre Microdracoides. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 80: 90-97, 3 fig.
- (1937). Cypéracées, in: HUMBERT, H., *Flore de Madagascar*, 29e fam. Imprimerie officielle, Tananarive: 335 p., 31 fig.



## 11. Referenties

- CHURCHILL, S., WILEY, E.O. & HAUSER, L.A. (1984). A critique of Wagner Ground-plan-Divergence studies and a comparison with other methods of phylogenetic analysis.  
Taxon 33: 212-232, 8 fig., 4 t.
- , — & — (1985). Biological realities and the proper methodology: a reply to Duncan.  
Taxon 34: 124-130.
- CLAPHAM, A.R., TUTIN, T.G. & WARBURG, E.F. (1962). Flora of the British Isles, 2e ed.  
Cambridge, University Press: 1269 p., ill.
- CLARKE, C.B. (1883). On Hemicarex Benth., and its allies.  
J. Linn. Soc., Bot., 20: 374-403, pl. 30.
- (1884). On the Indian species of Cyperus; with remarks on some others that especially illustrate the subdivisions of the genus.  
J. Linn. Soc., Bot., 21: 1-202, pl. 1-4.
- (1893). Cyperaceae 1, in: HOOKER, J.D., The Flora of British India 6: 585-672.  
Reeve, London.
- (1894a.) Cyperaceae 2, in: HOOKER, J.D., The Flora of British India 6: 673-748.  
Reeve, London.
- (1894b). Cyperaceae, in: DURAND, TH. & SCHINZ, H., Conspectus Florae Africae 5: 526-692.  
Jardin botanique de l'Etat, Bruxelles: IV+957 p.
- (1897). Cyperaceae 1, in: THISELTON-DYER, W.T., Flora Capensis 7: 149-192.  
Reeve, London.
- (1898). Cyperaceae 2, in: THISELTON-DYER, W.T., Flora Capensis 7: 193-310.  
Reeve, London.
- (1901). Cyperaceae 1, in: THISELTON-DYER, W.T., Flora of tropical Africa 8: 266-384.  
Reeve, London.
- (1902). Cyperaceae 2, in: THISELTON-DYER, W.T., Flora of tropical Africa 8: 385-524.  
Reeve, London.
- (1903). Cyperaceae 1, in: FORBES, F. & HEMSLEY, W.B., An enumeration of all the plants known from China...  
J. Linn. Soc. Bot. 36: 202-296.
- (1904). Cyperaceae, in: DIELS, L. & PRITZEL, E., Fragmenta phytographiae Australiae occidentalis.  
Bot. Jahrb. Syst. 35: 76-83, fig. 5.

- CLARKE, C.B. (1905). Cyperaceae, in: PILGER, R., Beitrage zur Flora der Hylaea nach der sammlungen von E. Ule.  
Verh. Bot. Ver. Brandenburg 47: 101.
- (1908a). New genera and species of Cyperaceae.  
Bull. Misc. Inf. Kew 1908, Add. Ser. 8: 196 p.
- (1908b). The Cyperaceae of Costa Rica.  
Contr. U.S. Nat. Herb. 10: 443-471.
- (1909). Illustrations of Cyperaceae.  
Williams & Norgate, London: VI p. + 144 pl.
- CLAYTON, W.D. (1972). Some aspects of the genus concept.  
Kew Bull. 27: 281-287, 3 fig., 1 t.
- (1983). The genus concept in practice.  
Kew Bull 38: 149-153.
- CLIFFORD, H. & HARBORNE, J. (1969). Flavonoid pigmentation in the sedges.  
Phytochemistry 8: 123-126.
- COOKE, D.A. (1981). New species of Schoenus (Cyperaceae) and Trithuria (Hydrotellaceae).  
Muelleria 4: 299-303, 4 fig.
- CORE, E.L. (1936). The American species of Scleria.  
Brittonia 2: 1-105, pl. 1-3.
- (1965). Cyperaceae tribe Sclerieae, in: MAGUIRE, B., The Botany of the Guayana Highlands 6.  
Mem. N.Y. Bot. Garden 12: 54-69.
- CRISCI, J.V. (1974). A numerical-taxonomic study of the subtribe Nassauviinae (Compositae, Mutisieae).  
J. Arnold Arbor. 55: 568-610, 9 fig., 4 t.
- CRONQUIST, A. (1981). An integrated system of classification of flowering plants.  
Columbia University Press, New York: XVIII+1262 p., ill.
- CURTIS, W.M. (1984). New species of Tasmanian Monocotyledones in the families Juncaceae, Centrolepidaceae and Cyperaceae.  
Brunonia 7: 297-304.
- CUTLER, D.F. (1969). Anatomy of the Monocotyledons. 4. Juncales.  
Clarendon Press, Oxford: IX+357 p., 43 fig., 8 pl.
- DAHLGREN, R.M.T. (1975). A system of classification of the Angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters.  
Bot. Notiser 128: 119-147, 2 fig.
- & CLIFFORD, H.T. (1982). The Monocotyledons: a comparative study, in: HEYWOOD, V.H., Botanical Systematics 2.  
Academic Press, London: XIV+378 p., 113 fig., 108 diagr.

## 11. Referenties

- DAHLGREN, R.M.T., CLIFFORD, H.T. & YEO, P.F. (1985). The families of the Monocotyledons.  
Springer, Berlin: Vi+550 p., 225 fig.
- DARLINGTON, C.D. & JANAKI AMMAL, E.K. (1945). Chromosome atlas of cultivated plants.  
Allen & Unwin, London: 397 p., 2 kaarten.
- & WYLIE, A.P. (1955). Chromosome atlas of flowering plants.  
Allen & Unwin, London: XIX + 519 p.
- DAVIDSE, G. (1974). Notes on Rhynchospora (Cyperaceae).  
Ann. Missouri Bot. Garden 61: 529-530.
- DAVIS, P.H. & HEYWOOD, V.H. (1963). Principles of angiosperm taxonomy.  
Oliver & Boyd, Edinburgh: XX + 556 p., 42 fig.
- DENTON, M.F. (1983). Anatomical studies of the Luzulae group of Cyperus (Cyperaceae).  
Syst. Bot. 8: 250-262, 52 fig.
- DICKISON, W. (1975). The bases of Angiosperm phylogeny: vegetative anatomy.  
Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 590-620, 6 fig.
- DIDRICHSEN, A. (1894). Om Cyperaceernes kim.  
Bot. Tidsskr. 19: 1-6, 4 fig.
- (1897). Om Cyperaceernes kim 2.  
Bot. Tidsskr. 21: 1-10, 8 fig.
- DOMIN, K. (1915). Beiträge zur Flora und Pflanzengeographie Australiens 1 (p.p. Cyperaceae).  
Bibl. Bot. 85(1): 414-498, pl. 11, 17.
- DRUYTS-VOETS, E. (1970). Types van stengel- en bladstructuren in het genus Cyperus L.  
Natuurwet. Tijdschr. 52: 28-49, 12 fig.
- DUMAN, M.G. (1956). Three new North American varieties of Kobresia.  
Bull. Torrey Bot. Club 83: 192-195, 1 pl.
- DUMORTIER, B.C.J. (1827). Florula Belgica (Cyperaceae: 143-144).  
Casterman, Tournay: iii+172 p.
- (1829). Analyse des familles des plantes (Cyperaceae: 64-65).  
Casterman, Tournay: 104 p.
- DUNCAN, T. (1980). Cladistics for the practicing taxonomist - an eclectic view.  
Syst. Bot. 5: 136-148, 5 fig.
- (1984). Willi Hennig, character compatibility, Wagner parsimony, and the "Dendrogrammaceae" revisited.  
Taxon 33: 698-704, 2 fig.
- (1986). Semantic fencing: a final riposte with a hennigian crutch.  
Taxon 35: 110-117, 2 fig.

- DUNCAN, T., PHILLIPS, R.B. & WAGNER, W.H. (1980). A comparison of branching diagrams derived by various phenetic and cladistic methods. *Syst. Bot.* 5: 264-293, 8 fig. 3 t.
- & STUESSY, T.F. (1984). *Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press, New York: XVI + 312 p., ill.
- DUVAL-JOUE, J. (1872). Sur la synonymie de quelques Cypéracées. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 19: 344-348.
- (1874). Etude histotaxique des Cyperus de France. *Mém. Acad. Sci. Lettr. Montpellier* 8: 347-413.
- EASTOP, V. (1979). Stenorrhyncha as angiosperm taxonomists. *Symb. Bot. Upsal.* 22: 120-134.
- EDGAR, E. (1970). Cyperaceae, in: MOORE, L.B. & EDGAR, E., *Flora of New Zealand* 2: 167-285, fig. 38-43. Shearer, Wellington: XL+354 p., 43 fig.
- EHRENDORFER, F. (1973). Liste der Gefässpflanzen Mitteleuropas. Fischer, Stuttgart: 318 p.
- EITEN, L.T. (1964). Egleria, a new genus of Cyperaceae from Brasil. *Phytologia* 9: 481-487, 10 fig.
- (1969). The vegetative anatomy of Eleocharis interstincta (Vahl) R. et S. *Arg. Bot. Est. São Paulo, n.s., f.m.*, 4: 187-228, 51 fig.
- (1970). Notes on Brazilian Cyperaceae 2. *Phytologia* 20: 273-276.
- (1972). Name change for Eleocharis pygmaea (Suess.) L.T. Eiten. *Phytologia* 22: 423.
- (1976a). Inflorescence units in Cyperaceae. *Ann. Missouri Bot. Garden* 63: 81-112, 39 pl.
- (1976b). The morphology of some critical Brazilian species of Cyperaceae. *Ann. Missouri Bot. Garden* 63: 113-199, 203 fig.
- ELLIS, R.P. (1984). Eragrostis walteri - a first record of non-Kranz leaf anatomy in the subfamily Chloridoideae (Poaceae). *S. Afr. J. Bot.* 3: 380-386, 9 fig.
- ENGLER, A. (1910). Schoenodendron Engl., eine baumartige afrikanische Cyperacee. *Bot. Jahrb. Syst.* 44, Beibl. 101: 34.
- & KRAUSE, K. (1911). Ueber den anatomischen Bau der baumartigen Cyperacee Schoenodendron Engl. aus Kamerun. *Abh. Königl. Preuss. Akad. Wiss., Phys.-Math. Cl.*, 1: 1-14, 3 fig., 2 t.

- ERDTMAN, G. (1966). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Hafner, New York: XII + 553 p., 262 fig.
- FARR, E.R., LEUSSINK, J.A. & STAFLEU, F.A. (1979). Index nominum genericorum (plantarum). Regn. Veget. 100: XXVI+1896 p.
- , — & ZIJLSTRA, G. (1986). Index nominum genericorum (plantarum). Supplementum 1. Regn. Veget. 113: XV + 126 p.
- FARRIS, J.S. & KLUGE, A.G. (1985). Parsimony, synapomorphy, and explanatory power: a reply to Duncan. Taxon 34: 130-135.
- FENZL, E. (1836). Cyperaceae, in: ENDLICHER, S., Genera Plantarum 2: 109-119. Beck, Wien: p. I-IV + 81-160.
- FERNALD, M.L. (1899). Scirpus eriophorum and some related forms. Proc. Amer. Acad. 34: 498-501.
- (1900). Some northeastern species of Scirpus. Rhodora 2: 15-21.
- (1905a). The North American species of Eriophorum 1. Rhodora 7: 81-92.
- (1905b). The North American species of Eriophorum 2. Rhodora 7: 129-136.
- (1918). An intergeneric hybrid in the Cyperaceae. Rhodora 20: 189-191, pl. 125.
- FINERAN, J.M. (1980). The structure of galls induced by Entorrhiza C. Weber (Ustilaginales) on roots of the Cyperaceae and Juncaceae. Nova Hedwigia 32: 265-284, 10 fig.
- FISCHER, C.E.C. (1931). Decades Kewenses. Decas 126. 1260. Ascopholis. Kew Bull. 1931: 104-105.
- (1933). Ascopholis gamblei. Hook. Icon. Pl. 32: tab. 3183, 2 p.
- FISHER, J.B. (1971). Inverted vascular bundles in the leaf of Cladium (Cyperaceae). Bot. J. Linn. Soc. 64: 277-293, 7 fig., 5 fot.
- FITZGERALD, W.V. (1918). The botany of the Kimberleys, North-West Australia. J. Proc. Roy. Soc. W. Austr. 3: 102-224.
- FORBES, P.L. (1969). Studies in Cyperaceae in Southern Africa 6. New combination in Fuirena with notes on the species. J. S. Afr. Bot. 35: 83-97, 7 fig.

- FOSBERG, F.R. (1977). Miscellaneous notes on the flora of Aldabra and neighbouring islands. 4. A new Bulbostylis and observations on Cyperus (Cyperaceae).  
Kew Bull. 31: 829-835. ("1976").
- FRIEDLAND, S. (1941). The American species of Hemicarpha.  
Amer. J. Bot. 28: 855-861, 7 fig.
- FUNK, V.A. (1985). Cladistics and generic concepts in the Compositae.  
Taxon 34: 72-80, 13 fig.
- & STUESSY, T.F. (1978). Cladistics for the practicing plant taxonomist.  
Syst. Bot. 3: 159-178.
- GAERTNER, J. (1788). De fructibus et seminibus plantarum 1(1) (Cyperaceae: 8-14, t. 2).  
Gaertner, Stuttgart: CLXXXII+384 p., 79 pl.
- GAUDICHAUD, C. (1826). Voyage autour du monde... sur les corvettes l'Uranie et la Physicienne. Botanique 1.  
Pillet, Paris: VII + 40 p., 10 pl.
- (1829). Botanique, in: FREYCINET, L. DE, Voyage autour du monde,... 10 (Cyperaceae: 414-420).  
Pillet, Paris: 401-432, pl. 91-100.
- GETLIFFE, F.M. (1983). Studies in Cyperaceae in Southern Africa 10. The genus Kyllinga Rottb.  
J. S. Afr. Bot. 49: 261-304, 17 fig.
- GETLIFFE NORRIS, F.M. (1983). Anatomy of the genus Kyllinga in South Africa.  
Bothalia 14: 809-817, 14 fig.
- GIBBS, L.S. (1908). Bio-histological notes on some new Rhodesian species of Fuirena, Hesperantha, and Justicia.  
Ann. Bot. 22: 187-206, 10 fig., pl. 11-12.
- GILLY, C.L. (1940). The genus Everardia.  
Bull. Torrey Bot. Club 68: 20-31, 3 fig.
- (1941). A new Cyperaceous genus from northern South America.  
Bull. Torrey Bot. Club 68: 330-332.
- (1942). The genus Cephalocarpus Nees (Cyperaceae).  
Bull. Torrey Bot. Club 69: 290-297, 1 fig.
- (1943). An Afro-South-American Cyperaceous complex.  
Brittonia 5: 1-20, 1 fig.
- (1949). New species of Cyperaceae from British Guiana and Surinam.  
Bull. Torrey Bot. Club 76: 291-293.
- (1951). Botanical exploration in Venezuela. 1. Cyperaceae tribe Lagenocarpeae.  
Fieldiana, Bot., 28: 53-60.

## 11. Referenties

- GILLY, C.L. (1952). Phylogenetic development of the inflorescence and generic relationships in the Kobresiaceae.  
Iowa State Coll. J. Sci. 26: 210-212.
- GOEBEL, K. (1888). Morphologische und biologische Studien. 3. Ueber den Bau der Aehrchen und Blüten einiger javanischer Cyperaceen.  
Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 7: 120-140, pl. 14-15.
- GOETGHEBEUR, P. (1977). Studies in Cyperaceae. 1. Taxonomic notes on Ascolepis and Marisculus, a new genus of the tribe Cypereae.  
Bull. Nat. Plantentuin Belg. 47: 435-447, 5 fig.
- (1980). Studies in Cyperaceae. 2. Contribution towards a revision of the mainly African genus Ascolepis Nees ex Steudel.  
Adansonia, ser. 2, 19: 269-305, 13 pl.
- (1981a). Contribution towards a natural classification of the Cyperaceae, in: VAN COTTHEM, W., Morphologie-Anatomie und Systematik der Pflanzen: 15-19, 35 fig.  
Wageman, Ninove: 80 p., ill.
- (1981b). Comparative floral morphology of the Cyperaceae on the basis of the anthoid concept, in: VAN COTTHEM, W., Morphologie-Anatomie und Systematik der Pflanzen: 49-50.  
Wageman, Ninove: 80 p., ill.
- (1985). Studies in Cyperaceae. 6. Nomenclature of the suprageneric taxa in the Cyperaceae.  
Taxon 34: 617-632.
- & ARNOLD, T.H. (1984). Proposal to amend 465 Ficinia Schrad. (1832) nom. cons. by adding Hemichlaena nom. rej. (Cyperaceae).  
Taxon 33: 114.
- & COUDIJZER, J. (1984). Studies in Cyperaceae. 3. Fimbristylis and Abildgaardia in Central Africa.  
Bull. Nat. Plantentuin Belg. 54: 65-89, 5 fig.
- & — (1985). Studies in Cyperaceae. 5. The genus Bulbostylis in Central Africa.  
Bull. Nat. Plantentuin Belg. 55: 207-259, 11 fig.
- & VANDE PLASSCHE, D. (1986). On the use and the citation of true and false homonyms.  
Taxon 35: ter perse.
- GOLDBLATT, P. (1981). Index to plant chromosome numbers 1975-1978.  
Monogr. Syst. Bot. 5: VII + 553 p.
- GORDON-GRAY, K.D. (1965). Studies in Cyperaceae in Southern Africa 2. Review of the tribe Scirpeae and history of the genus Fimbristylis Vahl.  
J. S. Afr. Bot. 31: 285-291.
- (1966a). Studies in Cyperaceae in Southern Africa 3. Two new species of Fimbristylis Vahl.  
J. S. Afr. Bot. 32: 129-140, 2 fig., 2 pl.

- GORDON-GRAY, K.D. (1966b). Studies in Cyperaceae in Southern Africa 4. Fimbristylis species of section Abildgaardia (Vahl) Benth.  
J. S. Afr. Bot. 32: 141-152, fig. 22-43.
- (1971). Fimbristylis and Bulbostylis: generic limits as seen by a student of Southern African species.  
Mitt. Bot. Staatssamml. München 10: 549-574, 8 fig.
- GOVINDARAJALU, E. (1966). The systematic anatomy of South Indian Cyperaceae: Bulbostylis Kunth.  
J. Linn. Soc., Bot., 59: 289-304, 60 fig.
- (1969a). The systematic anatomy of South Indian Cyperaceae: Fuirena Rottb.  
Bot. J. Linn. Soc. 62: 27-40, 5 fig.
- (1969b). The systematic anatomy of South Indian Cyperaceae: Cyperus subgen. Kyllinga (Rottb.) Suringar.  
Bot. J. Linn. Soc. 62: 41-58, 5 pl.
- (1974). The systematic anatomy of South Indian Cyperaceae: Cyperus L. subgen. Juncellus, Cyperus subgen. Mariscus and Lipocarpus R.Br.  
Bot. J. Linn. Soc. 68: 235-266, 9 pl.
- (1975a). Studies in Cyperaceae 14. Endomorphic evidences for placing Cyperus hyalinus under the new subgenus Queenslandiella.  
Reinwardtia 9: 187-195, 3 pl.
- (1975b). The systematic anatomy of South Indian Cyperaceae: Eleocharis R.Br., Rhynchospora Vahl and Scleria Bergius.  
Adansonia, ser. 2, 14: 581-632, 10 pl.
- (1976). The systematic anatomy of South Indian Cyperaceae: Scirpus L. s.lat.  
Adansonia, ser. 2, 16: 13-38, 4 pl.
- (1978). The systematic anatomy of South Indian Cyperaceae: Cyperus L. subg. Pycneus (P. Beauv.) C.B. Clarke.  
Adansonia, ser. 2, 18: 95-128, 7 pl.
- (1981). Studies in Cyperaceae 19. Novelty in Lipocarpus: L. raynaliana and its vegetative anatomy.  
Adansonia, ser. 2, 20: 369-375, 2 pl.
- & RAYNAL, J. (1976). Notes cypérologiques. 28. Compléments sur le genre Rikiliella J. Rayn.  
Adansonia, ser. 2, 16: 219-228, 2 pl.
- GRANT, V. (1959). Natural history of the Phlox family 1. Systematic botany.  
Nijhoff, Den Haag: XVI + 280 p., 79 fig., 1 pl.
- GROSS, R. (1941). Cyperaceae novae austro-americanae.  
Feddes Repert. Spec. Nov. 50: 210-213.
- GUAGLIANONE, E.R. (1970). Un nuevo caracter, util en la distincion generica entre Fimbristylis Vahl y Bulbostylis Kunth (Cyperaceae).  
Darwiniana 16: 40-48, 4 fig.



## 11. Referenties

- GUEDES, M. (1968). Sur l'interprétation du coléoptile des Graminées.  
C. R. Acad. Sci. Paris, D., 267: 306-308, 13 fig.
- GUIGNARD, J.L. (1961). Développement de l'embryon chez le Cyperus vegetus Willd.  
C. R. Acad. Sci. Paris, D., 252: 2125-2127, 26 fig.
- (1962). Recherches sur l'embryogénie des Graminées; rapport des Graminées avec les autres monocotylédones.  
Ann. Sci. Nat., Bot., 12e sér., 2: 491-610, 42 pl. ("1961").
- GUILLAUMIN, A. (1938). Matériaux pour la flore de la Nouvelle-Calédonie. 50. Révision des Cypéracées.  
Bull. Soc. Bot. Fr. 85: 37-47.
- GUTTENBERG, H. VON & SEMLOW, A. (1957). Die Entwicklung des Embryos und der Keimpflanze von Cyperaceen.  
Bot. Stud. 7: 127-141, 26 fig.
- HABERLANDT, G. (1882). Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen.  
Jahrb. Wiss. Bot. 13: 74-188, t. 3-8.
- HACCIUS, B. (1952). Die Embryoentwicklung bei Ottelia alismoides und das Problem des terminalen Monocotylen-Keimblatts.  
Planta 40: 443-458, 7 fig.
- & LAKSHMANAN, K.K. (1967). Vergleichende Untersuchung der Entwicklung von Kotyledon und Sprossspitze bei Pistia stratiotes und Lemna gibba, ein Beitrag zum Problem der sogenannten terminale Blattorgane.  
Beitr. Biol. Pflanzen 42: 425-443, 5 fig. ("1966").
- HAINES, R.W. (1967). Prophylls and branching in Cyperaceae.  
J. E. Afr. Nat. Hist. Soc. 26: 51-70, 9 pl. ("1966").
- (1971). Amphicarpy in East African Cyperaceae.  
Mitt. Bot. Staatssamml. München 10: 534-538, 4 fig.
- & LYE, K.A. (1971). Studies in African Cyperaceae 4. Lipocarpa R.Br., Hemicarpa Nees and Isolepis R.Br.  
Bot. Notiser 124: 473-482, 5 pl.
- & LYE, K.A. (1972). Studies in African Cyperaceae 7. Panicle morphology and possible relationships in Sclerieae and Cariceae.  
Bot. Notiser 125: 331-343, 7 pl.
- & — (1973). Studies in African Cyperaceae 9. The morphology of Coleocha and Afrotrilepis.  
Bot. Notiser 126: 330-339, 4 pl.
- & — (1976). Studies in African Cyperaceae 14. The genus Hellmuthia Steud.  
Bot. Notiser 129: 61-67, 4 pl.
- & — (1977). Studies in African Cyperaceae 15. Amphicarpy and spikelet structure in Trianoptiles solitaria.  
Bot. Notiser 130: 235-240, 3 fig.

- HAINES, R.W. & LYE, K.A. (1978). Studies in African Cyperaceae 17. Kyllingiel-  
la R. Haines & K. Lye, gen. nov.  
Bot. Notiser 131: 175-177, 2 fig.
- & — (1979). Monocotylar seedlings: a review of evidence supporting an  
origin by fusion.  
Bot. J. Linn. Soc. 78: 123-140, 11 fig.
- & — (1983). The sedges and rushes of East Africa.  
East African Natural History Society, Nairobi: 404p., 794 fig.
- HÅKANSSON, A. (1928). Die Chromosomen einiger Scirpoideen.  
Hereditas 10: 277-292, 3 fig.
- (1954). Meiosis and pollen mitosis in X-rayed and untreated spikelets of  
Eleocharis palustris.  
Hereditas 40: 325-345.
- (1958). Holocentric chromosomes in Eleocharis.  
Hereditas 44: 531-540, 15 fig.
- HALL, J.B., MORTON, A.J. & HOOPER, S.S. (1976). Application of principal com-  
ponents analyses with constant character number in a study of the  
Bulbostylis/Fimbristylis (Cyperaceae) complex in Nigeria.  
Bot. J. Linn. Soc. 73: 333-354, 13 fig.
- HAMLIN, B.G. (1958). A new classification of Uncinia (Cyperaceae-Caricoide-  
ae).  
Rec. Domin. Mus. 3: 85-88.
- HEGI, G. (1908). Illustrierte Flora von Mittel-Europa. 2.  
Lehmann, München: 405 p., 447 fig., 76 pl.
- HEGNAUER, R. (1963). Chemotaxonomie der Pflanzen 2. Monocotyledoneae.  
Birkhäuser, Basel: 540 p.
- HEILBORN, O. (1939). Chromosome studies in Cyperaceae 3-4.  
Hereditas 25: 224-240.
- HENNIG, W. (1950). Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.  
Deutscher Zentralverlag, Berlin: 370 p., 58 fig.
- (1965). Phylogenetic systematics.  
Ann. Rev. Entomol. 10: 97-116.
- (1966). Phylogenetic systematics.  
University of Illinois Press, Urbana: 263 p., 69 fig.
- (1979). Phylogenetic systematics. 2e ed.  
University of Illinois Press, Urbana: XIII + 263 p., 69 fig.
- HESS, H. (1953). Ueber die Gattungen Heleocharis und Carex aus Angola und dem  
unteren Kongo.  
Ber. Schweiz. Bot. Gesellsch. 63: 317-359, 11 fig., 15 fot., 2 tab.

## 11. Referenties

- HICKS, G.C. (1928). Chromosome studies in the Cyperaceae, with special reference to Scirpus.  
Bot. Gaz. 86: 295-317, pl. 10-11.
- HILL, E.J. (1906). The perianth of Rhynchospora capillacea var. leviseta.  
Rhodora 8: 186-187.
- HILLEBRAND, W. (1888). Flora of the Hawaiian Islands.  
Williams & Norgate, London: XCVI+673 p.
- HITCHCOCK, A.S. & GREEN, M.L. (1929). Standard-species of Linnean genera of Phanerogamae (1753-54), in: RAMSBOTTOM, J. (ed.), Nomenclature proposals by British botanists: 110-128.  
London: 203 p.
- HOLM, T. (1896). Studies upon the Cyperaceae. 2. The clado- and antho-prophyllon in the genus Carex.  
Amer. J. Sci., ser. 4, 2: 214-220, pl. 2.
- (1897a). Studies in the Cyperaceae. 3. Carex fraseri Andrews, a morphological and anatomical study.  
Amer. J. Sci., ser. 4, 3: 121-128, pl. 4.
- (1897b). Studies in the Cyperaceae. 4. Dulichium spathaceum Pers., a morphological and anatomical study.  
Amer. J. Sci., ser. 4, 3: 429-437, 8 fig.
- (1897c). Studies in the Cyperaceae. 5. Fuirena squarrosa Michx. and F. scirpoidea Vahl.  
Amer. J. Sci., ser. 4, 4: 13-26, 19 fig.
- (1897d). Studies in the Cyperaceae. 6. Dichromena leucocephala Vahl, and D. latifolia Baldw.  
Amer. J. Sci., ser. 4, 4: 298-305, 4 fig.
- (1898). Studies in the Cyperaceae. 7. On the inflorescence of the genus Scleria.  
Amer. J. Sci., ser. 4, 5: 47-52, 5 fig.
- (1899a). Studies in the Cyperaceae. 8. On the anatomy of some North American species of Scleria.  
Amer. J. Sci., ser. 4, 7: 5-12, 6 fig.
- (1899b). Studies in the Cyperaceae. 9. The genus Lipocarpa R.Br.  
Amer. J. Sci., ser. 4, 7: 171-183, 9 fig.
- (1899c). Studies in the Cyperaceae. 10. Fimbristylis Vahl; an anatomical treatise of North American species.  
Amer. J. Sci., ser. 4, 7: 435-450, 14 fig.
- (1902). Studies in the Cyperaceae. 16. Carices (C. genuinae) physocephalae and leucocephalae.  
Amer. J. Sci., ser. 4, 14: 57-63, 7 fig.
- (1927). Sciaphilous plant-types.  
Beih. Bot. Centralbl. 44(1): 1-89, pl. 1-3.

- HOLTUM, R. (1948). The spikelet in Cyperaceae.  
Bot. Rev. 14: 525-541.
- HOLUB, J. (1984). New genera in Phanerogamae (1.-3.).  
Folia Geobot. Phytotax. 19: 95-99.
- & POUZAR, Z. (1967). A nomenclatural analysis of the generic names of Phanerogams proposed by F.M. Opiz in his Seznam Rostlin Kveteny Ceské.  
Folia Geobot. Phytotax. 2: 396-428.
- HOOKE, J.D. (1867). Handbook of the New Zealand Flora 2.  
Reeve, London: p. xli-lxvii + p. 393-798.
- HOOPER, S.S. (1968). Proposal to correct the entry for 471a Bulbostylis in ICBN (1961) p. 236.  
Taxon 17: 446.
- (1972). New taxa, names and combinations in Cyperaceae for the "Flora of West Tropical Africa".  
Kew Bull. 26: 577-583.
- (1973). Cyperaceae, keys to tribes and genera, in: HUTCHINSON, J., The families of flowering plants: 862-871.  
Clarendon Press, Oxford: XVIII+968 p., 450 fig.
- (1977). Nomenclature of a Mediterranean sedge, Cyperus capitatus Vand.  
Israel J. Bot. 26: 98-99.
- (1983). Remirea or Mariscus? - New support for a monotypic genus in Cyperaceae.  
Kew Bull. 38: 479-480.
- & NAPPER, D.M. (1972). Cyperaceae, in: HEPPER, F.N., Flora of West Tropical Africa, 2e ed., 3: 278-349, fig. 407-416.  
Crown Agents, London.
- HOSHIKAWA, K. (1968). Systematic significance of underground organs of grass seedlings.  
Proc. Jap. Soc. Pl. Taxon. 2: 12-14.
- HUA, H. (1906). Microdracoides squamosus, type nouveau de Cypéracées de la Guinée française.  
Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris 12: 421-424.
- HUBER, H. (1977). The treatment of the Monocotyledons in an evolutionary system of classification.  
Plant. Syst. Evol., Suppl. 1: 285-298.
- HULL, D.L. (1970). Contemporary systematic philosophies.  
Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 19-54, 2 fig.
- HUTCHINSON, J. (1959). The families of flowering plants 2. Monocotyledons. 2e ed.  
Clarendon Press, Oxford: X + p. 511-792, 349 fig.
- (1973). The families of flowering plants. 3e ed.  
Clarendon Press, Oxford: XVIII+968 p., 450 fig.

## 11. Referenties

- INGER, R.F. (1958). Comments on the definition of genera.  
Evolution 12: 370-384, 3 fig.
- IVANOVA, N.A. (1939). The genus Kobresia Willd., its morphology and systematics.  
Bot. Zhurnal 24: 455-503, ill. (russ., engl. summ.).
- JACQUES-FELIX, H. (1948). Mapania oblonga Clarke (Cyp.) = Apartea letestui Pell. et Langevinia monosperma Jacq.-Fél.  
Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, 2e sér., 19: 417 ("1947").
- (1957a). Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminées. La nature axillaire de la gemmule.  
C. R. Acad. Sci. Paris, D, 245: 1260-1263, ill.
- (1957b). Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminées. La nature adventice des racines séminales.  
C. R. Acad. Sci. Paris, D, 245: 2085-2088, 2 fig.
- (1958a). Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminées. Conséquences terminologiques et rapports avec les autres types d'embryons.  
C. R. Acad. Sci. Paris, D, 246: 150-153, ill.
- (1958b). Evolution des idées sur l'embryon des Gramineae.  
C. R. 83e Congr. Nat. Soc. Sav., sect. Sci. 3 (Biol. Végét.): 323-337.
- (1962). Les Graminées d'Afrique tropicale 1. Généralités, classification, description des genres.  
I.R.A.T., Paris: XI + 345 p., 254 fig.
- (1982). Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon.  
Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, 4e sér., sect. B, Adansonia, 4: 3-40, 4 fig.
- JAEGER, P. (1971). Etude sur l'écologie et la signification phytogéographique de l'Afrotrilepis jaegeri, Cypéracée saxicole endémique des Monts Loma (Sierra Leone).  
Mitt. Bot. Staatssamml. München 10: 618-621.
- JENSEN, R.J. (1981). Wagner networks and Wagner trees: a presentation of methods for estimating most parsimonious solutions.  
Taxon 30: 576-590, 7 fig., 2 t.
- JONES, K. (1960). The lectotype species selections of Britton and Brown and the standard species of Hitchcock and Green.  
Taxon 9: 175-189.
- JUGUET, M. (1966). Embryogénie des Cypéracées. Développement de l'embryon chez le Scirpus maritimus L.  
C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D, 263: 1710-1713, 40 fig.
- (1969). Développement de l'embryon chez l'Eriophorum angustifolium Roth (Cypéracées).  
Bull. Soc. Bot. Fr. 116: 137-143, 43 fig.

- JUGUET, M. (1970a). Développement de l'embryon chez quelques Cypéracées africaines.  
Adansonia, ser. 2, 10: 271-288, 8 pl.
- (1970b). Embryogénie des Cypéracées. Développement de l'embryon chez le Cyperus fuscus L.  
C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D, 271: 580-583, 38 fig.
- (1972). Observations embryogéniques chez les Cypéracées et les Juncacées.  
C. R. 93e Congr. Nat. Soc. Sav., sect. Sci. 3 (Biol. Végét.): 547-572, 8 pl.
- (1973). Expression précoce de la monocotylédonie et mise en place du cotylédon et du point végétatif de la tige chez quelques Monocotylédones, avec quelques remarques sur les types de symétrie des embryons de Monocotylédones et de Dicotylédones.  
Mém. Soc. Bot. France, Coll. Morph., 1973: 337-354, 6 pl.
- & LEBEGUE, A. (1966). Embryogénie des Cypéracées. Développement de l'embryon chez le Carex arenaria L.  
C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, 262: 1844-1847, 47 fig.
- JUNG, W. (1975). Paläobotanik.  
Progress in Botany 37: 308-323.
- JUSSIEU, A.L. DE (1789). Genera plantarum secundum ordines naturales disposita.  
Herissant & Barrois, Paris: 24 + lxxii + 498 p.
- KAPHAHN, S. (1905). Beiträge zur Anatomie der Rhynchosporéen-blätter und zur Kenntniss der Verkieselungen.  
Beih. Bot. Centralbl. 18: 233-272, t. 10-11.
- KERN, J.H. (1952). Notes on Malaysian Cyperaceae.  
Reinwardtia 2: 97-130, 14 fig.
- (1955). Florae Malesianae precursores 10. Notes on Malaysian and some S.E. Asian Cyperaceae 3.  
Blumea 8: 110-169, 10 fig.
- (1957). The genus Gahnia.  
Taxon 6: 153-154.
- (1958). Florae Malesianae precursores 21. Notes on Malaysian and some S.E. Asian Cyperaceae 7.  
Acta Bot. Neerl. 7: 786-800, 5 fig.
- (1959). Florae Malesianae precursores 22. Cladium and Machaerina.  
Acta Bot. Neerl. 8: 263-268, 1 fig.
- (1960). Florae Malesianae precursores 25. Notes on Malaysian and some S.E. Asian Cyperaceae 8.  
Blumea 10: 635-651, 3 fig.
- (1961). Florae Malesianae precursores 30. The genus Scleria in Malaysia.  
Blumea 11: 140-218, 9 fig.

## 11. Referenties

- KERN, J.H. (1962a). New look at some Cyperaceae mainly from the tropical standpoint.  
Adv. Sci. 19: 141-148, 3 pl.
- (1962b). On the delimitation of the genus Gahnia (Cyperaceae).  
Acta Bot. Neerl. 11: 216-224, 2 fig.
- (1963). Acriulus, once more reduced (Cyperaceae).  
Blumea 12: 41-44, 1 fig.
- (1974). Cyperaceae 1, in: VAN STEENIS, C.G.G.J., Flora Malesiana, ser. 1, 7: 465-753, 117 fig.  
Noordhoff, Leiden.
- & NOOTEBOOM, H.P. (1979). Cyperaceae 2, in: VAN STEENIS, C.G.G.J., Flora Malesiana, ser. 1, 9: 107-187, fig. 118-137.  
Junk, Den Haag.
- KOYAMA, T. (1956). Taxonomic study of Cyperaceae 5. A new classification of the genus Cladium in a wide meaning.  
Bot. Mag. Tokyo 69: 59-67, 1 fig.
- (1958). Taxonomic study of the genus Scirpus L.  
J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 3 (Bot.), 7: 271-363, 19 fig., 1 t.
- (1961). Classification of the family Cyperaceae 1.  
J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 3 (Bot.), 8: 37-148, 7 pl.
- (1962a). Classification of the family Cyperaceae 2.  
J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 3 (Bot.), 8: 149-278.
- (1962b). The genus Scirpus L. Some North American aphyllous species.  
Canad. J. Bot. 40: 913-937, 11 fig.
- (1963). The genus Scirpus L. Critical species of the section Pterolepis.  
Canad. J. Bot. 41: 1107-1131, 7 fig.
- (1965). Interrelationships between the tribes Lagenocarpeae and Sclerieae.  
Bull. Torrey Bot. Club 92: 250-265, 23 fig.
- (1966). The systematic significance of leaf structure in the Cyperaceae-Mapanieae.  
Mem. N.Y. Bot. Garden 15: 136-159, 41 fig.
- (1967a). The systematic significance of leaf structure in the tribe Sclerieae (Cyperaceae).  
Mem. N.Y. Bot. Garden 16: 46-70, 35 fig., 1 tab.
- (1967b). Cyperaceae-Mapanioideae, in: MAGUIRE, B., The botany of the Guayana Highland 7.  
Mem. N.Y. Bot. Garden 17: 23-79, 16 fig.
- (1969a). Cyperaceae, in: MAGUIRE, B., The botany of the Guayana Highland 8.  
Mem. N.Y. Bot. Garden 18: 22-29.

- KOYAMA, T. (1969b). Delimitation and classification of the Cyperaceae-Mapanieoideae, in: GUNCKEL, J.E., Current topics in plant science: 201-228, 40 fig.  
Academic Press, New York: XV+461 p., ill.
- (1969c). The Cyperaceae of Tropical America. Some new or critical species.  
Jap. J. Bot. 20: 123-134, 3 pl.
- (1970). The American species of the genus Hypolytrum (Cyperaceae).  
Darwiniana 16: 49-92, 7 fig., 2 fot.
- (1971). Systematic interrelationships among Sclerieae, Lagenocarpeae and Mapanieae.  
Mitt. Bot. Staatssamml. München 10: 604-617, 24 fig.
- (1972). Cyperaceae-Rhynchosporae and Cladieae, in: MAGUIRE, B., The botany of the Guayana Highland 9.  
Mem. N.Y. Bot. Garden 23: 23-89, fig. 2-16a.
- (1974). The genus Fimbristylis (Cyperaceae) in Ceylon.  
Bot. Magaz. (Tokyo) 87: 301-331, 5 fig.
- (1976). A new species of Torulinium (Cyperaceae) from the Bahama Islands.  
Brittonia 28: 252-254, 1 pl.
- (1977). The Cyperaceae tribe Cypereae of Ceylon.  
Gard. Bull. Straits Settlements 30: 123-164, 10 fig.
- (1979). Cyperaceae, in: HOWARD, R.A., Flora of the Lesser Antilles 3. Monocotyledoneae: 220-320, fig. 52-64.  
Arnold Arboretum, Harvard University, Jamaica Plain (Mass.)
- (1980). The genus Bolboschoenus Palla in Japan.  
Acta Phytotax. Geobot. 31: 139-148, 2 fig. (jap., engl. summ.).
- (1982). The genus Lipocarpa R. Brown, its morphology and systematic position in the family Cyperaceae.  
Acta Phytotax. Geobot. 33: 218-226, 3 fig. (jap., engl. summ.).
- (1984). Cyperaceae of tropical America. Some new or critical species 2.  
Bot. Mag. (Tokyo) 97: 413-421, 4 fig.
- & MAGUIRE, B. (1965). The botany of the Guayana Highland 6. Cyperaceae-Lagenocarpeae.  
Mem. N.Y. Bot. Garden 12: 8-54, 9 fig.
- & MC. VAUGH, R. (1963). Cyperus orbicephalus, new generic status of Scirpus orbicephalus Beetle.  
Bull. Torrey Bot. Club 90: 229-232.
- KRAL, R. (1971). A treatment of Abildgaardia, Bulbostylis and Fimbristylis (Cyperaceae) for North America.  
Sida 4: 57-227, ill., kaarten.



## 11. Referenties

- KRAL, R. (1978). A synopsis of Fuirena (Cyperaceae) for the Americas north of South America.  
Sida 7: 309-354, 13 fig.
- KRECZETOWICZ, V.I. (1936). Are the sedges of the subgenus Primocarex Kük. primitive?  
Bot. Zhurnal 21: 395-424, 16 fig. (russ., engl. summ.).
- (1937). Cyperacearum novitates.  
Not. Syst. Herb. Bot. Acad. Sci. USSR 7: 27-37.
- KUBITZKI, K. (1966). Untersuchungen über den Blütenbau von Oreobolus R.Br.  
Bot. Jahrb. Syst. 85: 80-87, 1 fig., Taf. 4.
- (1977). Flowering plants. Evolution and classification of higher categories.  
Pl. Syst. Evol., Suppl. 1: VIII + 416 p., ill.
- KÜKENTHAL, G. (1909). Cyperaceae-Caricoideae, in: ENGLER, A., Das Pflanzenreich 38.  
Engelmann, Berlin: 824 p., 128 fig.
- (1910). Diagnoses Africanae: 35. 1087. Schoenoxiphium filiforme Kük.  
Kew Bull. 1910: 129-130.
- (1921). Cyperaceae, in: FRIES, R.E., Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Rhodesia-Kongo Expedition 1911-1912, 1, Ergänzungsheft: 1-10, Taf. 1-3.  
Aftonbladets Druckerei, Stockholm.
- (1931). Cyperaceae novae vel minus cognatae. 10.  
Feddes Repert. Spec. Nov. 29: 187-202.
- (1935). Cyperaceae-Scirpoideae-Cypereae 1, in ENGLER, A., Das Pflanzenreich 101: 1-160, fig. 1-18.  
Engelmann, Berlin.
- (1936a). Cyperaceae-Scirpoideae-Cypereae 2, in: ENGLER, A., Das Pflanzenreich 101: 161-671, fig. 19-65.  
Engelmann, Berlin.
- (1936b). Oreobolus ambiguus Kükenthal et van Steenis, eine neue Art der Cyperaceen Gattung Oreobolus aus Britisch Nord Borneo.  
Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, ser. 3, 14: 47-49, 1 fig.
- (1938a). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae.  
Feddes Repert. Spec. Nov. 44: 2-32.
- (1938b). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 2.  
Feddes Repert. Spec. Nov. 44: 65-101.
- (1938c). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 3.  
Feddes Repert. Spec. Nov. 44: 161-195.
- (1939a). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 4.  
Feddes Repert. Spec. Nov. 46: 13-32.

- KÜKENTHAL, G. (1939b). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 5.  
Feddes Rept. Spec. Nov. 46: 65-76.
- (1939c). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 6.  
Feddes Rept. Spec. Nov. 47: 101-119.
- (1939d). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 7.  
Feddes Rept. Spec. Nov. 47: 209-216.
- (1940a). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 8.  
Feddes Rept. Spec. Nov. 48: 49-72.
- (1940b). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 9.  
Feddes Rept. Spec. Nov. 48: 195-250.
- (1940c). Neue Cyperaceen aus dem malayischen und papuanischen Gebiet 1.  
Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, sér. 3, 16: 300-323.
- (1941a). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 10.  
Feddes Rept. Spec. Nov. 50: 19-50.
- (1941b). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 11.  
Feddes Rept. Spec. Nov. 50: 112-128.
- (1942a). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 12.  
Feddes Rept. Spec. Nov. 51: 1-17.
- (1942b). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 13.  
Feddes Rept. Spec. Nov. 51: 139-193.
- (1943a). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 13.  
Feddes Rept. Spec. Nov. 52: 52-111.
- (1943b). Zur Kenntnis der Gattung Rhynchospora.  
Boissiera 7: 100-104.
- (1944a). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 14.  
Feddes Rept. Spec. Nov. 53: 85-100.
- (1944b). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. 15.  
Feddes Rept. Spec. Nov. 53: 187-219.
- (1949). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. (16).  
Bot. Jahrb. Syst. 74: 375-509.
- (1950a). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. (17).  
Bot. Jahrb. Syst. 75: 90-126.
- (1950b). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. (18).  
Bot. Jahrb. Syst. 75: 127-195.
- (1951). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. (19).  
Bot. Jahrb. Syst. 75: 273-314.

## 11. Referenties

- KÜKENTHAL, G. (1952). Vorarbeiten zu einer Monographie der Rhynchosporoideae. (20).  
Bot. Jahrb. Syst. 75: 451-497.
- KUKKONEN, I. (1964). Facts and speculations about the factors affecting the distribution of Anthracoidea scirpi as a parasite of Trichophorum cespitosum.  
Ann. Univ. Turku. A. 2(32): 140-148, 1 fig.
- (1967a). Gedanken und Probleme zur Systematik der Familie Cyperaceae. Eine Zusammenfassung.  
Aquilo, ser. Bot., 6: 18-42, 14 fig.
- (1967b). Spikelet morphology and anatomy of Uncinia Pers. (Cyperaceae).  
Kew Bull. 21: 93-97, 1 fig., pl. 6.
- (1967c). Vegetative anatomy of Uncinia (Cyperaceae).  
Ann. Bot., n.s., 31: 523-544, 71 fig., 22 fot.
- (1970). Vegetative anatomy of Carex microglochis Wahlenb. and Carex campoglochis Krech.  
Bot. J. Linn. Soc. 63, Suppl. 1: 137-145, 7 fig., 9 fot.
- (1971). Flavonoid chemistry of the Cyperaceae: a preliminary survey.  
Mitt. Bot. Staatssamml. München 10: 622-638, 5 fig.
- (1978). Two new species of Schoenoxiphium (Cyperaceae).  
Bot. Notiser 131: 263-267, 2 fig.
- (1983). The genus Schoenoxiphium (Cyperaceae). A preliminary account.  
Bothalia 14: 819-823, 4 fig.
- (1984). On the inflorescence structure in the family Cyperaceae.  
Ann. Bot. Fenn. 21: 257-264, 6 fig.
- & GJAERUM, H.B. (1977). Cintractia species parasitic on Scleria (Cyperaceae).  
Norw. J. Bot. 24: 89-97, 8 fig.
- & TIMONEN, T. (1979). Species of Ustilaginales, especially of the genus Anthracoidea, as tools in plant taxonomy.  
Symb. Bot. Upsal. 22: 166-176, 5 fig.
- KUNTH, C.S. (1815). Considérations générales sur la famille des Cypéracées.  
Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris) 2: 147-153.
- (1816). Cyperaceae, in: HUMBOLDT, A. VON, BONPLAND, A. & KUNTH, C.S., Nova genera et species plantarum... 1: 121-200.  
Paris: xlviii + 302 p., 96 pl.
- (1835). Ueber die Natur des schlauchartigen Organs (Utriculus), welches in der Gattung Carex des Pistill und später die Frucht einhüllt.  
Arch. Naturgesch. 1: 349-356, t. 6.
- (1837). Enumeratio plantarum. 2. Cyperographia synoptica.  
Colla, Stuttgart: XIII+592 p.

- KUNTZE, O. (1891). *Revisio generum plantarum* 2.  
Felix, Leipzig: p. 375-1011.
- LAMONT, B. (1978). The root systems of sedges (Cyperaceae).  
*Austr. Pl.* 9: 258-261, 1 fig.
- LANE, M.A. & TURNER, B.L. (1985). The generic concept in the Compositae: a symposium.  
*Taxon* 34: 5.
- LA RUE, C.D. (1936). Vegetative reproduction in Eleocharis rostellata.  
*Papers Michig. Acad. Sci.* 21: 105-117.
- LATZ, P.K. (1979). Four new species of Cyperaceae from Central Australia.  
*J. Adelaide Bot. Garden* 1: 343-350, 4 fig.
- LEGENDRE, P. & VAILLANCOURT, P. (1969). A mathematical model for the entities species and genus.  
*Taxon* 18: 245-252.
- LERMAN, J.C. & RAYNAL, J. (1972). La teneur en isotopes stables du carbone chez les Cypéracées: sa valeur taxonomique.  
*C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, 275: 1391-1394, 1 fig.
- LESTIBOUDOIS, T. (1819). *Essai sur la famille des Cypéracées*.  
Didot, Paris: 46 p.
- LEVYNS, M.R. (1941). *Plantae novae africanae*. Epischoenus gracilis Levyns.  
*J. S. Afr. Bot.* 7: 81-82, fig. 3.
- (1943). A revision of Trianoptiles Fenzl.  
*J. S. Afr. Bot.* 9: 21-26, 2 fig.
- (1944). Notes on Scirpus and descriptions of three new species.  
*J. S. Afr. Bot.* 10: 25-32, 5 fig.
- (1945). A comparative study of the inflorescence in four species of Schoenoxiphium and its significance in relation to Carex and its allies.  
*J. S. Afr. Bot.* 11: 79-89, 3 pl.
- (1947a). *Plantae novae africanae*. Epischoenus.  
*J. S. Afr. Bot.* 13: 53-58, fig. 1-2.
- (1947b). Notes on Ficinia and descriptions of four new species.  
*J. S. Afr. Bot.* 13: 65-71, 1 fig.
- (1947c). Tetraria and related genera, with special reference to the Flora of the Cape Peninsula.  
*J. S. Afr. Bot.* 13: 73-93, 5 fig.
- (1950). Cyperaceae, in: ADAMSON, R.S. & SALTER, T.M., *Flora of the Cape Peninsula*: 97-132.  
Government Printer, Pretoria.
- (1959). A revision of Epischoenus C.B. Clarke.  
*J. S. Afr. Bot.* 25: 69-82, 4 fig.

## 11. Referenties

- LEVYNS, M.R. (1973). Scirpus rubicundus: a sedge with interesting seasonal behaviour.  
Veld & Flora 3: 14-16, 2 fig.
- LINDBERG, H. (1902). Die nordeuropäischen Formen von Scirpus (Heleocharis) paluster L.  
Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 23: 1-16.
- LINDEMAN, J.C. & VAN DONSELAAR, J. (1971). Taxonomy, ecology and distribution of Rhynchospora (Cyperaceae) in Suriname.  
Acta Bot. Neerl. 20: 428-450, 2 fig., 2 fot.
- LINDLEY, J. (1836). A natural system of Botany. 2e ed. (Cyperaceae: 384-385).  
Longman, London: XXVI+526 p.
- LOROUGNON, G. (1969). Etude morphologique et biologique du Cyperus rotundus.  
Cah. ORSTOM, sér. Biol., 10: 19-33, 8 pl.
- & RAYNAL, J. (1968). Notes cypérolologiques: 14. Mapania rhynchocarpa, nouvelle espèce ouest-africaine.  
Adansonia, ser. 2, 8: 417-422, 2 pl.
- LÖVE, A. & LÖVE, D. (1975). Cytotaxonomical atlas of the arctic flora.  
Cramer, Vaduz: XXIII + 598 p.
- LYE, K.A. (1971a). Moderne oppfatning av slekta Scirpus L.  
Blyttia 29: 141-147, 2 fig.
- (1971b). Studies in African Cyperaceae. 2. The genus Oxycaryum Nees.  
Bot. Notiser 124: 280-286, 2 pl.
- (1971c). Studies in African Cyperaceae. 3. A new species of Schoenoplectus and some new combinations.  
Bot. Notiser 124: 287-291, 1 pl.
- (1971d). The generic concept of Bulbostylis Kunth ex C.B. Cl.  
Mitt. Bot. Staatssamml. München 10: 539-547, 3 pl.
- (1972). Studies in African Cyperaceae. 5. Sphaerocyperus K.Lye, gen. nov.  
Bot. Notiser 125: 212-216, 2 pl.
- (1973). Studies in African Cyperaceae. 8. The taxonomic position of Abildgaardia Vahl and Nemum Hamilton.  
Bot. Notiser 126: 325-329, 5 pl.
- (1974). Studies in African Cyperaceae. 11. New taxa and combinations in Abildgaardia Vahl.  
Bot. Notiser 127: 493-497, 4 pl.
- (1981a). Studies in African Cyperaceae. 18. Two new subgenera of Cyperus.  
Nord. J. Bot. 1: 57-61, 7 fig.
- (1981b). Studies in African Cyperaceae. 19. The genera Anosporum Nees and Sorostachys Steudel.  
Nord. J. Bot. 1: 186-191, 4 fig.

- LYE, K.A. (1982). Studies in African Cyperaceae. 22. New taxa and combinations in Abildgaardia Vahl 2.  
Nord. J. Bot. 1: 749-758, 13 fig. ("1981").
- & HAINES, R.W. (1970). Studies in African Cyperaceae. 1. A new species of Scirpus (Cyperaceae) from Mt. Elgon.  
Bot. Notiser 123: 430-432, 1 fig.
- & —— (1974). Studies in African Cyperaceae. 13. New taxa and combinations in Isolepis R.Br.  
Bot. Notiser 127: 522-526, 3 pl.
- & —— (1977). Studies in African Cyperaceae. 16. New taxa of Isolepis R.Br.  
Bot. Notiser 130: 311-313, 2 fig.
- MACKENZIE, K.K. (1909). Review of Kükenthal's Cyperaceae-Caricoideae.  
Torreya 9: 230-232.
- (1931). Poales, Cyperaceae, Cariceae 1, in BRITTON, N.L. et al., North American Flora 18(1).  
New York Botanical Garden: 1-60.
- MAREK, S. (1958). A study of the anatomy of fruits of European genera in the subfamilies Scirpoideae Pax, Rhynchosporoideae Aschers. et Graebn. and some genera of Caricoideae Pax.  
Monogr. Bot. 6: 151-177, 6 t. (pol., engl. summ.).
- MATTFELD, J. (1936a). Zur Morphologie und Systematik der Cyperaceae.  
Proc. 6e Int. Bot. Congr. Amsterdam 1: 330-332.
- (1936b). Cyperaceae, in: DIELS, L., Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 11e ed.: 142-143, fig. 150-151.  
Borntraeger, Berlin: xlii+419 p., 476 fig.
- (1938). Das morphologische Wesen und die phylogenetische Bedeutung der Blumenblätter.  
Ber. Deutsche Bot. Ges. 56: 86-116, 5 fig.
- MEACHAM, C.A. (1981). A manual method for character compatibility analysis.  
Taxon 30: 591-600, 15 fig., 2 t.
- MEDWECKA-KORNAS, A. & KORNAS, J. (1985). Fire-resistant sedges (Cyperaceae) in Zambia.  
Flora 176: 61-71, 5 fig.
- MEERT, M. (1978). Taxonomische implicaties van een bloemgestelmorfologisch onderzoek van de Cyperaceae.  
Onuitgegeven licentiaatsverhandeling, Rijksuniversiteit te Gent: 165 p., 278 fig.
- & GOETGHEBEUR, P. (1979). Comparative floral morphology of Bisboeckelerae and Cariceae (Cyperaceae) on the basis of the anthoid concept.  
Bull. Soc. Bot. Roy. Belg. 112: 128-143, 35 fig.

## 11. Referenties

- MEEUSE, A.D.J. (1972). Sixty-five years of theories of the multiaxial flower.  
Acta Biotheor. 21: 167-202, 7 fig.
- (1973). The different origins of petaloid semaphylls.  
Phytomorphology 23: 88-99, 5 fig.
- (1975a). Changing floral concepts: anthocorms, flowers, and anthoids.  
Acta Bot. Neerl. 24: 23-36.
- (1975b). Interpretative floral morphology of the Cyperaceae on the basis  
of the anthoid concept.  
Acta Bot. Neerl. 24: 291-304, 4 fig.
- (1975c). Aspects of the evolution of the Monocotyledons.  
Acta Bot. Neerl. 24: 421-436.
- MEISNER, C.F. (1843). Plantarum vascularium genera. 13 (Cyperaceae: 409-413).  
Weidmann, Leipzig.
- MELVILLE, R. (1960). A new theory of the Angiosperm flower.  
Nature 188: 14-18, 38 fig.
- (1962). A new theory of the Angiosperm flower: 1. The gynoecium.  
Kew Bull. 16: 1-50, 24 fig.
- (1963). A new theory of the Angiosperm flower: 2. The androecium.  
Kew Bull. 17: 1-63, 67 fig.
- MERRILL, E.D. (1923). An enumeration of Philippine flowering plants 1 (Cypera-  
ceae: 102-142).  
Bureau of Science, Manila.
- (1949). Index rafinesquianus (Cyperaceae: 77-80).  
Arnold Arboretum, Harvard University: 296 p.
- MERXMÜLLER, H. (1977). Summary lecture.  
Pl. Syst. Evol., Suppl. 1: 397-405.
- & CZECH, G. (1953). Eine neue Gattung der Cyperaceae.  
Mitt. Bot. Staatssamml. München 1: 317-323, 15 fig.
- MESTRE, J.-Ch. & GUEDES, M. (1983). Nature et signification phylogénétique du  
cotyledon.  
Bull. Soc. Bot. France 130: 7-22, 5 fig.
- METCALFE, C.R. (1960). Anatomy of the Monocotyledons. 1. Gramineae.  
Clarendon Press, Oxford: LXI+731 p., 29 fig.
- (1969). Anatomy as an aid to classifying the Cyperaceae.  
Amer. J. Bot. 56: 782-790, 1 fig.
- (1971). Anatomy of the Monocotyledons. 5. Cyperaceae.  
Clarendon Press, Oxford: 595 p., 69 fig.
- MIEGE, J. & BODARD, M. (1961). Sur la limite septentrionale en Afrique, du Re-  
mirea maritima Aubl., Cypéracée maritime.  
Bull. Inst. franç. Afr. Noire, sér. A, 23: 703-707, 1 kaart.

- MIQUEL, F. (1870). Illustrations de la flore de l'archipel indien (2).  
Van der Post, Utrecht: p. 49-96, pl. 14-25.
- MOELIONO, B.M. (1970). Cauline or carpellary placentation among Dicotyledons.  
Van Gorcum, Assen: 292 p., 75 fig.
- MONOYER, A. (1933). Contribution à l'anatomie du genre Scirpus.  
Mém. Soc. Roy. Sci. Liège, 3e sér., 18: 1-185, 22 pl.
- MOORE, D.M. (1982). Flora Europaea. Check-list and chromosome index.  
Cambridge University Press, Cambridge: X + 423 p.
- MOORE, R.J. (1970). Index to plant chromosome numbers for 1968.  
Regn. Veget. 68: 115 p.
- (1971). Index to plant chromosome numbers for 1969.  
Regn. Veget. 77: 112 p.
- (1972). Index to plant chromosome numbers for 1970.  
Regn. Veget. 84: 134 p.
- (1973). Index to plant chromosome numbers 1967-1971.  
Regn. Veget. 90: 539 p.
- (1974). Index to plant chromosome numbers for 1972.  
Regn. Veget. 91: 108 p.
- (1977). Index to plant chromosome numbers for 1973/74.  
Regn. Veget. 96: 257 p.
- MORA, L.E. (1960). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie der Cyperaceen.  
Beitr. Biol. Pflanzen 35: 253-341, 55 fig.
- MORA OSEJO, L.E. (1966). Las inflorescencias parciales de ultimo orden de Uncinia Pers. y la agrupacion sistematica de las Caricoideae Kükenthal.  
Caldasia 9: 277-293, 6 fig.
- (1982). Consideraciones sobre la morfologia, anatomia y posicion sistematica de Vesicarex Steyermark (Cyperaceae).  
Acta Biol. Colomb. 1: 31-41, 6 fig.
- MUHLENBERG, H. (1813). Catalogus plantarum Americae septentrionalis.  
Hamilton, Lancaster: IV+112 p.
- (1817). Descriptio uberior graminum...  
Conrad, Philadelphia: ii+295 p.
- MULLER, J. (1974). Cyperaceae. Palynology, in: VAN STEENIS, C.G.G.J., Flora Malesiana, ser. 1,7: 449.
- NANNFELDT, J.A. (1979). Anthracoidea (Ustilaginales) on nordic Cyperaceae-Caricoideae, a concluding synopsis.  
Symb. Bot. Upsal. 22(3): 41 p., 21 fig.



- NAPPER, D.M. (1964). Cyperaceae of East Africa. 2.  
J. E. Afr. Nat. Hist. Soc. 24: 23-46, 34 fig.
- (1965). Cyperaceae of East Africa. 3.  
J. E. Afr. Nat. Hist. Soc. 25: 1-27, 56 fig.
- NEES, C.G.D. (1832). Cyperaceae capenses ecklonianae.  
Linnaea 7: 491-537.
- (1834a). Uebersicht der Cyperaceengattungen.  
Linnaea 9: 273-306, Taf. 4.
- (1834b). Cyperaceae, in: ARNOTT, G.A.W., New genera of plants.  
Edinb. New Phil. J. 17: 260-267.
- (1840). Cyperaceae a Schomburgkio in Guiana Anglica collectae, ex herbario Lindleyano.  
J. Bot. (Hooker) 2: 393-397.
- (1842). Cyperaceae, in: MARTIUS, C.F.P. VON, Flora Brasiliensis 2(1).  
München: 226 p., 30 pl.
- (1846). Cyperaceae, in: LEHMANN, J.G.C., Plantae Preissianae 2(1): 72-94.  
Meissner, Hamburg: p. 3-160.
- NELMES, E. (1949). Notes on Cyperaceae. 19. A new genus of Scirpeae.  
Kew Bull. 4: 139-140.
- (1951a). Notes on Cyperaceae. 25. New Liberian species of Cyperus and Eleocharis.  
Kew Bull. 6: 164-166.
- (1951b). The genus Carex in Malaysia.  
Reinwardtia 1: 221-450.
- (1952a). Facts and speculations on phylogeny in the tribe Cariceae of the Cyperaceae.  
Kew Bull. 6: 427-436. "1951".
- (1952b). Notes on Cyperaceae. 30. Submersed species of Eleocharis with 1-flowered spikelets.  
Kew Bull. 7: 289-290.
- (1953). Notes on Cyperaceae. 31. The African genus Coleochloa.  
Kew Bull. 8: 373-381.
- (1955). Notes on Cyperaceae. 38. Scleria Berg. sect. Hypoporum (Nees) Endl. in Africa.  
Kew Bull. 10: 415-453.
- (1962). Nelmesia melanostachya Van der Veken.  
Hook. Icon. Pl. 36: tab. 3571, 2 p.
- OHWI, J. (1938). Notes on Japanese Fimbristylis.  
J. Jap. Bot. 14: 564-579.

- OHWI, J. (1944). *Cyperaceae japonicae* 2. A synopsis of the Rhynchosporoideae and Scirpoideae of Japan, including the Kuriles, Saghali, Korea, and Formosa.  
Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., ser.B, 18: 1-182.
- O'NEILL, H. (1942). The status and distribution of some Cyperaceae in North and South America. Cyperus, subgenus Mariscus.  
Rhodora 44: 43-64.
- ORNDUFF, R. (1967). Index to plant chromosome numbers for 1965.  
Regn. Veget. 50: VIII + 128 p.
- (1968). Index to plant chromosome numbers for 1966.  
Regn. Veget. 55: 126 p.
- (1969). Index to plant chromosome numbers for 1967.  
Regn. Veget. 59: 129 p.
- OTENG-YEBOAH, A.A. (1974a). Four new genera in Cyperaceae-Cyperoideae.  
Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 33: 307-310.
- (1974b). Taxonomic studies in Cyperaceae-Cyperoideae.  
Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 33: 311-316.
- (1975). Morphology, anatomy and taxonomy of the genus Remirea Aublet (Cyperaceae).  
Boissiera 24A: 197-205, 2 pl.
- (1977a). Observations on the genus Ascolepis.  
Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 35: 391-397, 4 fig.
- (1977b). Observations on Blysmus and Blysmopsis.  
Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 35: 399-406, 4 fig.
- PADHYE, M.D. (1971). Studies in Cyperaceae 3. Life history of Kyllinga brevifolia Rottb. with a brief discussion on systematic position of Kyllinga.  
Bot. Gaz. 132: 172-179, 62 fig.
- PALLA, E. (1888a). Ueber die Gattung Scirpus.  
Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien 38, Sitzb.: 49.
- (1888b). Ueber die systematische Stellung der Gattung Caustis.  
Verh. Zool. Bot. Gesell. Wien 38: 659-660.
- (1889). Zur Kenntnis der Gattung Scirpus.  
Bot. Jahrb. Syst. 10: 293-301, Taf. 11.
- (1896). Zur Systematik der Gattung Eriophorum.  
Bot. Zeit. 54: 141-158, Taf. 5.
- (1900a). Die Gattungen der mitteleuropäischen Scirpoideen.  
Allg. Bot. Zeitschr. 6: 199-201.
- (1900b). Die Gattungen der mitteleuropäischen Scirpoideen.  
Allg. Bot. Zeitschr. 6: 213-217.

## 11. Referenties

- PALLA, E. (1905a). Ueber den morphologischen Wert der Blüte der Gattungen Lipocarpa und Platylepis.  
Ber. Deutsch. Bot. Gesell. 23: 316-323, Taf. 14.
- (1905b). Cyperacéen, in: KOCH, W.D.J., Synopsis der deutschen und schweizer Flora, 3e ed., 3: 2515-2680.  
Reisland, Leipzig.
- (1908a). Cyperaceae, in: WETTSTEIN, R. VON, Ergebnisse der botanischen Expedition... nach Südbrasilien 1901, 1(1).  
Denkschr. Mathem.-Naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien, 79: 168-200.
- (1908b). Ueber Hemicarpha.  
Oesterr. Bot. Zeitschr. 58: 417-422, Taf. 10.
- PANIGRAHI, G. (1985). Correct author citation for Hypolytrum L.C. Richard and lectotypification of Hypolytrum and Hypaelyptum Vahl (Cyperaceae).  
Taxon 34: 510-512.
- PATEL, C.M. & SHAH, C.K. (1962). The life history of Cyperus niveus Retz.  
Vidya 5: 148-158, 61 fig.
- PAX, F. (1886). Beiträge zur Morphologie und Systematik der Cyperaceae.  
Bot. Jahrb. Syst. 7: 287-318, pl. 2.
- (1888). Cyperaceae, in: ENGLER, A. & PRANTL, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1e ed., 2(2): 98-126.  
Engelmann, Leipzig: 130 p., 120 fig.
- (1897). Cyperaceae, in: ENGLER, A., Die natürlichen Pflanzenfamilien, Nachtrag und Register zu Teil 2-4: 47-49.  
Engelmann, Leipzig: 380 p.
- PAYER, J.B. (1857). Traité d'organographie comparée de la fleur.  
Masson, Paris: VIII+748 p., 154 pl.
- PEISL, P. (1957). Die Binsenform.  
Bull. Soc. Bot. Suisse 67: 99-213, 51 fig.
- PELLEGRIN, F. (1931). Apartea Pellegr., synonyme de Mapania Aublet.  
Bull. Soc. Bot. France 78: 180.
- PERSOON, C.H. (1805). Synopsis plantarum 1.  
Cramer, Paris: XII+546 p.
- PFEIFFER, H. (1920a). Ueber die Stellung der Gattung Caustis R.Br. im natürlichen System.  
Ber. Deutsch. Bot. Gesell. 37: 415-419, Taf. 5. ("1919").
- (1920b). Zur Systematik der Gattung Chrysithrix L. und anderer Chrysithrichinae.  
Ber. Deutsch. Bot. Gesell. 38: 6-10.
- (1920c). Ueber die Stellung der Gattung Caustis R.Br. im natürlichen System. 2.  
Ber. Deutsch. Bot. Gesell. 38: 207-216, 1 fig.

- PFEIFFER, H. (1921a). Revision der Gattung Ficinia Schrad.  
Gerst, Bremen: 63 p.
- (1921b). Beiträge zur Morphologie und Systematik der Gattungen Lagenocarpus und Cryptangium. 1.  
Ber. Deutsch. Bot. Gesell. 39: 125-134.
- (1921c). Der heutige Stand unserer Kenntnisse von den Kegelzellen der Cyperaceen.  
Ber. Deutsch. Bot. Gesell. 39: 353-364.
- (1922a). Additamenta ad cognitionem generis Lagenocarpus. 3. Species numerosae ad exemplaria imprimis in herbariis diversis servata definitae.  
Repert. Spec. Nov. 18: 72-93.
- (1922b). De novis et criticis speciebus generum saepe ignotarum Scleriearum.  
Repert. Spec. Nov. 18: 375-385.
- (1923). Vergleichende Anatomie der Blätter der Lagenocarpus-Arten.  
Beih. Bot. Centralbl. 39, Abt. 2: 436-445, Taf. 6.
- (1925a). Additamenta ad cognitionem generis Lagenocarpus. 5. Von zwei vermeintlich neuen Cyperaceengattungen.  
Repert. Spec. Nov. 21: 34-36.
- (1925b). Syntrinema, genus novum Cyperacearum Brasiliensium.  
Repert. Spec. Nov. 21: 238-240, Taf. 21A.
- (1925c). Genera Cyperacearum Australiae recognita. 1. Revision der Gattung Caustis R.Br.  
Repert. Spec. Nov. 21: 362-367, Taf. 21B.
- (1925d). Monographia Pleurostachydearum 1. Pars specialis descriptioque specierum.  
Bot. Arch. 9: 225-242.
- (1925e). Vorarbeiten zur systematischen Monographie der Cyperaceae-Mapani-  
eae.  
Bot. Arch. 12: 446-472, 3 Taf.
- (1927a). Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen. 1. Anatomie der Blätter.  
Beih. Bot. Centralbl. 44, Abt. 1: 90-176, t. 4-8.
- (1927b). Oreobolus R.Br., eine merkwürdige Cyperaceengattung.  
Repert. Spec. Nov. 23: 339-353, Taf. 38.
- (1929a). Ueber 70 neue Namenkombinationen in einer einzigen Cyperaceengattung oder Aufnahme eines Gattungsnamens in den Index der "nomina conservanda"?  
Repert. Spec. Nov. 27: 85-91.
- (1929b). Conspectus Cyperacearum in America meridionali nascentium. 4. Ueber Vorkommen und Gliederung der Gattung Kyllinga Rottb. in Südamerika.  
Feddes Repert. Spec. Nov. 27: 92-100.

## 11. Referenties

- PFEIFFER, H. (1930a). Decas Cyperacearum criticarum vel emendatarum. 2.  
Repert. Spec. Nov. 28: 17-24.
- (1930b). Ergänzende Bemerkungen zur Nomenklaturfrage: "Bulbostylis" oder "Stenophyllus"?  
Feddes Repert. Spec. Nov. 28: 24-26.
- (1931). Decas Cyperacearum criticarum vel emendatarum. 3.  
Repert. Spec. Nov. 29: 171-186.
- (1935a). Conspectus Cyperacearum in America meridionali nascentium. 6. Bemerkungen zum Gattungswert von Dichromena Michx. und Pleurostachys Brongn.  
Repert. Spec. Nov. 38: 88-99.
- (1935b). Conspectus Cyperacearum in America meridionali nascentium. 7. Ueber die systematische Stellung von Lipocarpa und die Verbreitung der Gattung vor allem in Süden des Erdteils.  
Feddes Repert. Spec. Nov. 39: 38-43.
- (1937a). Androtrichum trigynum (Spreng.) H. Pfeiff., ein oft verkanntes, halophiles Sauergras Südamerikas.  
Repert. Spec. Nov. 42: 10-14.
- (1937b). Conspectus Cyperacearum in America meridionali nascentium. 8. Revision und Versuch einer natürlichen Gliederung der Gattung Bisboeckelera (Hoppia).  
Repert. Spec. Nov. 42: 252-256.
- (1940a). Ueber das Areal der monotypischen Cyperaceengattung Diplasia.  
Repert. Spec. Nov. 48: 12-15, Taf. 295.
- (1940b). Untersuchungen an der Cyperaceengattung Androtrichum Brongn.  
Rev. Sudam. Bot. 6: 179-186, 2 fig.
- PFEIFFER, L. (1871-1875). Nomenclator botanicus 1-2.  
Fischer, Kassel: 1876+1698 p.
- PHILLIPS, E.P. (1951). The genera of South African flowering plants. 2e ed.  
Cape Times, Cape Town: XI+923 p. ("1950").
- PIECH, K. (1928). Zytologische Studien an der Gattung Scirpus.  
Bull. Acad. Pol. Sci., Biol., 1928: 1-43, pl. 3-5.
- PIERART, P. (1953). Les espèces du genre Scleria Berg. du Congo belge et du Ruanda-Urundi.  
Lejeunia 13: 1-68, 5 pl.
- PODLECH, D. (1960). Ueber einige Cyperaceen Südafrikas.  
Mitt. Bot. Staatssamml. München 3: 521-530.
- (1961). Cyperaceae africanae.  
Mitt. Bot. Staatssamml. München 4: 107-124.
- POINTEAU, A. (1809). Mémoire sur l'embryon des Graminées, des Cypéracées et de Nelumbo.  
Ann. Mus. Hist. Nat. Paris 13: 381-400.

- POWELL, A.M. (1985). Crossing data as generic criteria in the Asteraceae.  
Taxon 34: 55-60.
- PRAT, H. (1936). La systématique des Graminées.  
Ann. Sci. Nat., Bot., 10e sér., 18: 165-258.
- PRESL, J.S. & PRESL, K.B. (1828). Cyperaceae, in: PRESL, K.B., Reliquae Haenkeanae 1: 165-206, pl. 31-36.  
Calve, Praha: 356 p., 48 pl.
- RAFINESQUE, C.S. (1840). The good book,... (5. Botany. The natural family of Carexides: 23-28).  
Philadelphia: 84 p.
- RAIZADA, M.B. & BENNET, S.S.R. (1981). Nomenclatural changes in some flowering plants.  
Indian Forester 107: 432-437.
- RATH, S.P. & PATNAIK, S.N. (1974). Cytological studies in Cyperaceae with special reference to its taxonomy 1.  
Cytologia 39: 341-352, 26 fig.
- & — (1978). Cytological studies in Cyperaceae with special reference to its taxonomy 2.  
Cytologia 43: 643-653, 19 fig.
- RAUSCHERT, S. (1982). Nomina nova generica et combinationes novae Spermatophytorum et Pteridophytorum.  
Taxon 31: 554-563.
- RAVEN, P.H. (1975). The bases of Angiosperm phylogeny: cytology.  
Ann. Missouri Bot. Garden 62: 724-764.
- RAYMOND, M. (1954). What is Eriophorum chamissonis C.A. Meyer?  
Svensk Bot. Tidsskr. 48: 65-82, 6 fig., 1 kaart.
- (1957). Some new or critical Scirpus from Indo-China.  
Natur. Canad. 84: 111-150, 3 fot.
- (1962a). A note on x Cyperus weatherbianus.  
Rhodora 64: 349-350.
- (1962b). An unusual African Bulbostylis.  
Mém. Jard. Bot. Montréal 55: 36-39, 1 pl.
- (1971). The shifting status of Cyperus erinaceus.  
Mitt. Bot. Staatssamml. München 10: 586-588.
- RAYNAL, J. (1963). Notes cypérologiques. 1. Afrotrilepis, nouveau genre africain.  
Adansonia, ser. 2, 3: 250-265, 5 pl.
- (1964). Notes cypérologiques. 2. Deux nouveaux Scleria ouest-africains.  
Adansonia, ser. 2, 4: 148-155, 2 pl.
- (1965). Notes cypérologiques. 3. Notes sur quelques Mapania Aubl. ouest-africains.  
Adansonia, ser. 2, 5: 277-279.

- RAYNAL, J. (1966). Notes cypérologiques. 6. Cyperus hamulosus M. Bieb. Adansonia, ser. 2, 6: 581-588, 2 pl.
- (1967a). Notes cypérologiques. 7. Sur quelques Lipocarpa africains. Adansonia, ser. 2, 7: 81-87, 2 pl.
- (1967b). Notes cypérologiques. 8. Le genre Actinoschoenus Benth. Adansonia, ser. 2, 7: 89-95, 1 pl., 1 fig.
- (1967c). Notes cypérologiques. 9. Le groupe de Scleria poaeoides Ridl. en Afrique occidentale et centrale. Adansonia, ser. 2, 7: 237-248, 2 pl., 2 fig.
- (1967d). Notes cypérologiques. 10. Les races africaines et malgaches de Rhynchospora rubra (Lour.) Makino. Adansonia, ser. 2, 7: 513-523, 2 pl.
- (1968a). Notes cypérologiques. 11. Sur quelques Scirpus et Ascolepis de l'Ancien Monde. Adansonia, ser. 2, 8: 85-104, 2 pl. 2 kaarten.
- (1968b). Notes cypérologiques. 12. Trichoschoenus, nouveau genre malgache. Adansonia, ser. 2, 8: 223-226, 1 pl.
- (1968c). Notes cypérologiques. 13. Variation curieuse d'un Mapania africain. Adansonia, ser. 2, 8: 411-415, 1 pl.
- (1968d). Notes cypérologiques. 15. Les Hypolytrum "mapanioides" d'Afrique équatoriale. Adansonia, ser. 2, 8: 424-430, 2 pl.
- (1969). Notes cypérologiques. 16. Deux nouvelles espèces de Lipocarpa. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, ser. 2, 41: 974-979, 2 pl.
- (1971). Quelques notes morphologiques sur les Cypéracées. Mitt. Bot. Staatssamml. München 10: 589-603, 8 fig.
- (1972a). Notes cypérologiques. 17. Révision des Cladium P. Browne s.lat. (Cyperaceae) de Madagascar et des Mascareignes. Adansonia, ser. 2, 12: 103-112, 3 pl.
- (1972b). Répartition et évolution des modes de photosynthèse chez les Cypéracées. C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D, 275: 2231-2234, 1 fig.
- (1973). Notes cypérologiques. 19. Contribution à la classification de la sous-famille des Cyperoideae. Adansonia, ser. 2, 13: 145-171, 8 fig.
- (1974a). Notes cypérologiques. 21. Les Ficinia dans les herbiers anciens du Muséum de Paris. Adansonia, ser. 2, 14: 199-214, 3 fig.
- (1974b). Notes cypérologiques. 22. Les Costularia de Nouvelle-Calédonie. Adansonia, ser. 2, 14: 337-377, 12 fig.

- RAYNAL, J. (1976a). Notes cypérologiques. 24. Mapania paradoxa, nouveauté de Guyane.  
Adansonia, ser. 2, 15: 531-536, 1 pl.
- (1976b). Notes cypérologiques. 25. Le genre Schoenoplectus. 1. Sur quelques espèces sud-africaines.  
Adansonia, ser. 2, 15: 537-542, 1 pl.
- (1976c). Notes cypérologiques. 26. Le genre Schoenoplectus. 2. L'amphicarpie et la sect. Supini.  
Adansonia, ser. 2, 16: 119-155, 6 pl.
- (1977a). Notes cypérologiques. 30. Catagyna Pal. Beauv. ex Lest. enfin identifié.  
Adansonia, ser. 2, 17: 35-41, 1 fig.
- (1977b). Notes cypérologiques. 31. Mélanges nomenclatureaux (Cyperoideae).  
Adansonia, ser. 2, 17: 43-47.
- (1977c). Notes cypérologiques. 32. Le genre Isolepis R.Br. 1. Quelques espèces africaines.  
Adansonia, ser. 2, 17: 49-57, 1 fig.
- (1977d). Notes cypérologiques. 29. Les Pycreus sect. Rhizomatosi.  
Adansonia, ser. 2, 16: 401-404, 1 fig.
- (1978). Notes cypérologiques. 33. Mélanges nomenclatureaux. (2).  
Adansonia, ser. 2, 17: 273-280.
- & ROESSLER, H. (1977). A remarkable new Fuirena (Cyperaceae) from Africa.  
Mitt. Bot. Staatssamml. München 13: 353-360, 1 fig.
- REEDER, J.R. (1953). The embryo of Streptochaeta and its bearing on the homology of the coleoptile.  
Amer. J. Bot. 40: 77-80, ill.
- REICHENBACH, H. (1828). Conspectus regni vegetabilis... (Cyperaceae: 55-57).  
Knobloch, Leipzig: XIV+294 p.
- RENVOIZE, S.A. & CROSS, R. (s.d.). Photosynthesis in grasses.  
Royal Botanic Gardens, Kew: 11 p., ill.
- RICHARD, A. (1850). Tentamen Florae Abyssinicae 2 (Cyperaceae: 474-514).  
Bertrand, Paris: V+518 p.
- RIDLEY, H.N. (1883). Descriptions and notes on new or rare monocotyledonous plants from Madagascar, with one from Angola.  
J. Linn. Soc., Bot., 20: 329-338.
- (1884). The Cyperaceae of the West Coast of Africa in the Welwitsch herbarium.  
Trans. Linn. Soc., ser. 2 (Bot.), 2: 121-172, pl. 22-23.
- (1916). Report on the Botany of the Wollaston Expedition to Dutch New Guinea, 1912-13.  
Trans. Linn. Soc. (London), ser. 2, 9: 1-284, pl. 1-6.



## 11. Referenties

- RIDLEY, H.N. (1930). The dispersal of plants throughout the world.  
Reeve, Ashford (Kent): XX+744 p., 22 pl.
- RIKLI, M. (1895). Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen mit besonderer Berücksichtigung der inneren Parenchymscheide.  
Jahrb. Wiss. Bot. 27: 485-580, Taf. 18-19.
- ROBINSON, E.A. (1966). A provisional account of the genus Scleria Berg. (Cyperaceae) in the Flora Zambesiaca area.  
Kew Bull. 18: 487-551, 16 pl.
- ROBYNS, W. & TOURNAY, R. (1955). Flore des Spermatophytes du Parc national Albert 3. Monocotylées.  
Institut des parcs nationaux du Congo belge, Bruxelles: 571 p., 32 fig., 76 pl., 1 kaart.
- ROIVANEN, H. (1933). Chillania pusilla, eine neue Gattung und Art der Familie Cyperaceae.  
Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 4: 1-6, 4 fig.
- ROTH, I. (1955). Zur morphologischen Deutung des Grasembryos und verwandter Embryotypen.  
Flora 142: 564-600, 14 fig.
- (1957). Histogenese und Entwicklungsgeschichte des Triticum-Embryos.  
Flora 144: 163-212, 30 fig., 2 t.
- SAINT JOHN, H. (1958). The status of "Gahnia affinis" and "G. gahniaeformis" (Cyperaceae) of Polynesia.  
Webbia 13: 331-342, 1 fig.
- SAVILLE, D.B.O. (1972). Some rusts of Scirpus and allied genera.  
Canad. J. Bot. 50: 2579-2596.
- (1979). Fungi as aids in higher plant classification.  
Bot. Review 45: 377-503.
- SCHLECHTENDAL, D.F.L. VON (1845). Ueber die Blüthenheile von Fuirena und deren Bedeutung.  
Bot. Zeitung 3: 849-853.
- SCHNEIDER, M. (1932). Untersuchungen über die Embryobildung und -entwicklung der Cyperaceen.  
Beih. Bot. Centralbl. 49: 649-674, 42 fig.
- SCHÖNLAND, S. (1922). Introduction to South African Cyperaceae.  
Bot. Surv. S.Afr., Mem. 3: 72 p., 80 pl.
- SCHULTES, J.A. (1824). Mantissa in volumen secundum Systematis vegetabilium Caroli a Linné...  
Colla, Stuttgart: IV+522 p.
- SCHULTZE-MOTEL, W. (1959a). Entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-morphologische Untersuchungen im Blütenbereich der Cyperaceae.  
Bot. Jahrb. Syst. 78: 129-170, 25 fig., Taf. 4-5.

- SCHULTZE-MOTEL, W. (1959b). Dulichieae, eine neue Tribus der Cyperaceae-Scirpoideae.  
Willdenowia 2: 170-175, fig. 26-27.
- (1964). Cyperales, in: MELCHIOR, H., A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien 2. 12e ed.  
Borntraeger, Berlin: 602-607, fig. 242-243.
- SCHUMANN, K. (1895). Cyperaceae, in: ENGLER, A., Deutsch-Ost-Afrika 5. Die Pflanzenwelt Ost-Afrikas und der Nachbargebiete C. Verzeichnis der bis jetzt aus Ost-Afrikas bekannt gewordenen Pflanzen: 117-130.  
Reimer, Berlin: III+433 p., 45 pl.
- SCHUYLER, A.E. (1967). A taxonomic revision of North American leafy species of Scirpus.  
Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 119: 295-323.
- (1971a). Scanning electron microscopy of achene epidermis in species of Scirpus (Cyperaceae) and related genera.  
Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 123: 29-52, 129 fot.
- (1971b). Some relationships in Scirpeae bearing on the delimitation of genera.  
Mitt. Bot. Staatssamml. München 10: 577-585, 24 fig.
- SEBERG, O. (1985). The identity of Chillania pusilla Roivonen (Cyperaceae).  
Syst. Bot. 10: 239-240, 1 fig.
- SHAH, C.K. (1962). Studies in germination 1. Carex wallichiana Presl.  
J. Ind. Bot. Soc. 41: 551-556, 17 fig.
- (1964). Embryo development in Eleocharis palustris L.  
Natur. Canad. 91: 41-49, 19 fig.
- (1965). Embryogeny in some Cyperaceae.  
Phytomorphology 15: 1-9, 56 fig.
- (1967). A taxonomic evaluation of the families Cyperaceae and Juncaceae.  
Bull. Nat. Inst. Sci. India 34: 248-256.
- (1972). Morphology and embryology of the family Cyperaceae - an appraisal.  
Adv. Pl. Morph. 1972: 102-112, 17 fig.
- & NEELAKANDAN, N. (1971). Embryogeny in some Cyperaceae 2.  
Beitr. Biol. Pflanzen 47: 215-227, 70 fig.
- SHARMA, A.K. & BAL, A.K. (1956). A cytological investigation of some members of the family Cyperaceae.  
Phyton (Vicente Lopez) 6: 7-22: 18 fig., 1 t.
- SHARMA, O.P. (1974). Anatomy of Eriophorum comosum.  
Phytomorphology 23: 17-24, 7 fig. ("1973").
- & MEHRA, P.N. (1972). Systematic anatomy of Fimbristylis Vahl (Cyperaceae).  
Bot. Gaz. 133: 87-95, 16 fig.

## 11. Referenties

- SKOTTSBERG, C. (1955). On Scirpus nodosus Rottb.  
Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 72: 1-8, 2 fig.
- SMITH, D.L. (1966). Development of the inflorescence in Carex.  
Ann. Bot., n.s., 30: 475-486, 2 pl., 16 fig.
- & FAULKNER, J.S. (1976). The inflorescence of Carex and related genera.  
Bot. Rev. 42: 53-81, 7 fig.
- SNELL, R.S. (1936). Anatomy of the spikelets and flowers of Carex, Kobresia and Uncinia.  
Bull. Torrey Bot. Club 63: 277-295, 30 fig.
- SOJAK, J. (1972a). Nomenklatoricke poznámky (Phanerogamae).  
Cas. Nár. Muz. 140: 127-134.
- (1972b). Doplnky k nomenklatuře některých rodů (Phanerogamae).  
Cas. Nár. Muz. 141: 61-63.
- (1979). Fragmenta phytotaxonomica et nomenclatorica 1.  
Cas. Nár. Muz. 148: 193-212.
- (1981). Fragmenta phytotaxonomica et nomenclatorica 3.  
Cas. Nár. Muz. 150: 121-149.
- (1983). Fragmenta phytotaxonomica et nomenclatorica 4.  
Cas. Nár. Muz. 152: 12-37.
- SOUEGES, R. (1955). L'origine du cône végétatif de la tige et la question de la 'terminalité' du cotylédon des Monocotylédones.  
Ann. Sci. Nat., Bot., 11e sér., 15: 1-20, 37 fig. ("1954").
- SPACH, E. (1846). Histoire naturelle des végétaux. Phanérogames 13 (Cyperaceae: 142-147).  
Roret, Paris.
- SPRAGUE, T.A. (1928). The correct spelling of certain generic names 3.  
Kew Bull. 1928: 337-365.
- SPRENGEL, K. (1817). Anleitung zur Kenntnis der Gewächse, 2e ed., 2(1) (Cyperaceae: 129-137).  
Kümmel, Halle: 367 p.
- STAFLEU, F. (1967). Taxonomic literature.  
Regn. Veget. 52: XX+556 p.
- (1972). International Code of Botanical Nomenclature.  
Regn. Veget. 82: 426 p.
- (1978). International Code of Botanical Nomenclature.  
Regn. Veget. 97: XIV+457 p.
- & COWAN, R.S. (1976). Taxonomic literature, 2e ed., 1.  
Regn. Veget. 94: XL+1136 p.
- & — (1979). Taxonomic literature, 2e ed., 2.  
Regn. Veget. 98: XVIII+991 p.

## 11. Referenties

- STAFLEU, F. & COWAN, R.S. (1981). Taxonomic literature, 2e ed., 3.  
Regn. Veget. 105: XII+980 p.
- & — (1983). Taxonomic literature, 2e ed., 4.  
Regn. Veget. 110: IX+1214 p.
- & — (1985). Taxonomic literature, 2e ed., 5.  
Regn. Veget. 112: 1066 p.
- STAPF, O. & TURRILL, W.B. (1914). Cyperaceae, in: GIBBS, L.S., A contribution to the flora and plant formations of Mount Kinabalu and the Highlands of British North Borneo.  
J. Linn. Soc., Bot., 42: 173-185.
- STEBBINS, G.L. (1956). Taxonomy and the evolution of genera, with special reference to the family Gramineae.  
Evolution 10: 235-245, 12 fig., 2 t.
- STEUDEL, E.G. (1829). Einige Bemerkungen über Kap'sche Restiaceen, Cyperaceen und Gramineen. 1.  
Flora 12: 129-154.
- (1840). Nomenclator botanicus, ed. 2, 1.  
Stuttgart: 852 p.
- (1850). Ueber den gegenwärtigen Stand der Synopsis Plantarum und eine neue Gattung der Gräser.  
Flora 33: 225-232, t. 1.
- (1854). Synopsis plantarum glumacearum. 1. Cyperographia synoptica: 1-80.  
Metzler, Stuttgart.
- (1855). Synopsis plantarum glumacearum. 2. Cyperographia synoptica: 81-240.  
Metzler, Stuttgart.
- STEYERMARK, J.A. (1951). Botanical exploration in Venezuela. 1.  
Fieldiana, Bot., 28: 1-242.
- STRID, A. (1974). On the typification of Bobartia L.  
Taxon 23: 422-424.
- STUESSY, T.F. (1980). Cladistics and plant systematics: problems and prospects. Introduction.  
Syst. Bot. 5: 109-111, 1 t.
- & ESTABROOK, G.F. (1978). Introduction.  
Syst. Bot. 3: 145.
- SUESSENGUTH, K. (1943). Einige neue Gattungen und Arten der Cyperaceae aus Südamerika.  
Bot. Jahrb. Syst. 73: 113-125, 7 fig., Taf. 9-10.
- (1952). Kurzer Bericht über eine Arbeit von L. Bittl. Anatomische Studien an der Gattung Chamaegyne Suesseng. (Cyperaceae).  
Mitt. Bot. Staatssamml. München 4: 119.

- SVENSON, H.K. (1929). Monographic studies in the genus Eleocharis.  
Rhodora 31: 121-135, pl. 188.
- (1937). Monographic studies in the genus Eleocharis. 4.  
Rhodora 39: 236-273, kaart 8-23, pl. 460-465.
- (1939). Monographic studies in the genus Eleocharis. 5  
Rhodora 41: 1-19, pl. 537-539, 28 kaarten.
- (1957). Poales, Cyperaceae, Scirpeae 2, in: RICKETT, H.W., North American  
Flora 18(9).  
New York Botanical Garden: 505-556, pl. 1.
- SYSTEMATICS ASSOCIATION COMMITTEE for descriptive biological terminology  
(1962). 2. Terminology of simple symmetrical plane shapes (chart  
1).  
Taxon 11: 145-156, 1 pl.
- TAKEDA, T., UENO, O. & AGATA, W. (1980). The occurrence of C4 species in the  
genus Rhynchospora and its significance in Kranz anatomy of the Cy-  
peraceae.  
Bot. Mag. Tokyo 93: 55-65, 5 fig.
- TAKHTAJAN, A. (1959). Die Evolution der Angiospermen.  
Fischer, Jena: VIII+344 p., 43 fig.
- TANAKA, N. (1939). Chromosome studies in Cyperaceae 3. The maturation divisi-  
ons in Scirpus lacustris L., with special reference to heteromor-  
phic pairing.  
Cytologia 9: 533-556.
- THOMAS, W.W. (1984). The systematics of Rhynchospora section Dichromena.  
Mem. N.Y. Bot. Gard. 37: 116 p., 38 fig.
- THOMASSON, J.R. (1976). Cyperacites richardsii (Cyperaceae), a new fossil  
plant from the Pliocene of Western Kansas.  
Amer. Midl. Natur. 95: 239-242, 5 fig.
- TIMONEN, T. (1985). Synflorescence morphology and anatomy in Kobresia laxa  
(Cyperaceae).  
Ann. Bot. Fenn. 22: 153-171, 21 fig.
- TONDUZ, A. (1895). Herborisations au Costa Rica.  
Bull. Herb. Boiss. 3: 445-465.
- TROLL, W. (1964). Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Ve-  
getationskörpers. 1.  
Fischer, Jena: XIII + 534 p., 213 fig.
- TUCKER, G.C. (1983). The taxonomy of Cyperus (Cyperaceae) in Costa Rica and  
Panama.  
Syst. Bot. Monogr. 2: 85 p., 38 fig.
- TURRILL, W.B. (1912). Cyperaceae, in: GRAIB, W.C., Contributions to the Flora  
of Siam. 2. List of Siamese plants, with descriptions of new spe-  
cies.  
Bull. Misc. Inf. Kew 1912: 397-435.

## 11. Referenties

- TURRILL, W.B. (1922). Notes on Cyperaceae. 1.  
Kew Bull. 1922: 122-124.
- TUTIN, T.G. (1963). Scale effects and other subjective influences in taxonomy.  
Bot. Notiser 116: 122-126.
- UITTIEN, H. (1934). Cyperaceae, in: PULLE, A., Flora of Surinam 1: 72-149.  
Koloniaal Instituut, Amsterdam.
- (1935a). Paramapania, genus novum Asiaticum Cyperacearum.  
Rec. Trav. Bot. Néerl. 32: 184-192, 4 fig.
- (1935b). Principina, genus novum Cyperacearum Africanum.  
Rec. Trav. Bot. Néerl. 32: 282-285, 1 fig.
- (1936a). Studies in Cyperaceae-Mapanieae 1. A revision of the genus Thoracostachyum Kurz.  
Rec. Trav. Bot. Néerl. 33: 133-140, 2 fig.
- (1936b). Studies in Cyperaceae-Mapanieae 2. Notes on Paramapania Utt.  
Rec. Trav. Bot. Néerl. 33: 141-145.
- (1936c). Studies in Cyperaceae-Mapanieae 3. New and critical species of Mapania, sect. Pandanophyllum Benth. et Hook.  
Rec. Trav. Bot. Néerl. 33: 145-151.
- (1936d). Studies in Cyperaceae-Mapanieae 4. A new species of Mapania, sect. Halostemma (Wall.) C.B. Clarke.  
Rec. Trav. Bot. Néerl. 33: 151-153, 1 fig.
- (1936e). Studies in Cyperaceae-Mapanieae 5. Notes on Hypolytrum L.C. Rich.  
Rec. Trav. Bot. Néerl. 33: 153-155.
- (1936f). Studies in Cyperaceae-Mapanieae 6. On Mapania, sect. Pandanoscirpus Utt.  
Rec. Trav. Bot. Néerl. 33: 277-284.
- (1936g). Studies in Cyperaceae-Mapanieae 7. On Mapania, sect. Halostemma Clarke.  
Rec. Trav. Bot. Néerl. 33: 284-289.
- (1936h). Studies in Cyperaceae-Mapanieae 8. A new Capitularia from the Solomon Islands.  
Rec. Trav. Bot. Néerl. 33: 289-291.
- VAHL, M. (1805). Enumeratio Plantarum 2 (Cyperaceae: 218-320).  
København.
- VALCKENIER SURINGAR, J. (1912). Cyperaceae.  
Nova Guinea 8: 695-713, t. 113-118.
- VAN BERGEN, M. (1977). Systematische embryografie en vergelijkend bloemmorfolologisch onderzoek van de Cyperaceae-Caricoideae.  
Onuitgegeven licentiaatsverhandeling, Rijksuniversiteit Gent: 166 p., 97 fig.

## 11. Referenties

- VAN DER LINDEN, L. (1971). Systematische embryografie van de Cyperaceae-Mapa-  
nioideae.  
Onuitgegeven licentiaatsverhandeling, Rijksuniversiteit Gent: 91  
p., 62 fig.
- VAN DER VEKEN, P. (1955). Trois taxa nouveaux de Cypéracées du Congo belge.  
Bull. Jard. Bot. Etat Brux. 25: 143-147, 2 fig.
- (1964). Bijdrage tot de systematische embryologie der Cyperaceae-Cyperoi-  
deae.  
Doctoraal proefschrift, Katholieke Universiteit, Leuven: 230 p., 34  
fig., fotoatlas.
- (1965). Contribution à l'embryographie systématique des Cyperaceae-Cype-  
roideae.  
Bull. Jard. Bot. Etat Brux. 35: 285-354, 42 fig., 14 fot.
- VAN DER VLUGT, P.J. (1976). Egleria fluctuans, een bijzondere plant.  
Het Aquarium 47: 37.
- VANHECKE, L. (1970). Systematische embryografie van de Cladiinae en Gahniinae  
(Cyperaceae).  
Onuitgegeven licentiaatsverhandeling, Rijksuniversiteit, Gent: 97  
p., 60 fig., fot.
- (1974). Embryography of some genera of the Cladiinae and the Gahniinae  
(Cyperaceae) with additional notes on their fruit anatomy.  
Bull. Nat. Plantentuin Belg. 44: 367-400, 57 fig.
- VAN TIEGHEM, P. (1872). Observations anatomiques sur le cotylédon des Grami-  
nées.  
Ann. Sci. Nat., Bot., 5e sér., 15: 236-275, pl. 13-14.
- (1897). Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et  
les Cypéracées.  
Ann. Sci. Nat., Bot., 8e sér., 3: 259-309.
- VERBELEN, J.P. (1969). Systematische embryografie van de Rhynchosporineae (Cy-  
peraceae).  
Onuitgegeven licentiaatsverhandeling, Rijksuniversiteit, Gent: 66  
p., 56 fig., fot.
- (1970). Systematische embryografie van de Cyperaceae-Rhynchosporineae.  
Biol. Jaarb. Dodonaea 38: 151-166, 15 fig.
- VERDOORN, F. (1953). Plant genera. Their nature and definition. Editor's fore-  
word.  
Chron. Bot. 14: 93-101.
- VORSTER, P.J. (1978). Revision of the taxonomy of Mariscus Vahl and related  
genera in Southern Africa.  
Dr. Sci. thesis, University of Pretoria: 384 p., ill.
- VOSS, E.G. (1980). General committee report 1977-1980.  
Taxon 29: 689.
- (1983). International Code of Botanical Nomenclature.  
Regn. Veget. 111: XV+472 p.

- WAGNER, W.H. (1961). Problems in the classification of ferns. In: BAILEY, D.L., Recent advances in Botany 1: 841-844.
- (1980). Origin and philosophy of the Groundplan-Divergence method of cladistics.  
Syst. Bot. 5: 173-193, 3 fig., 1 t.
- WALKER, J.W. & DOYLE, J.A. (1975). The bases of Angiosperm phylogeny: palynology.  
Ann. Missouri Bot. Garden 62: 664-723, 19 fig.
- WALTERS, S.M. (1950). On the vegetative morphology of Eleocharis R.Br.  
New Phytol. 49: 1-7, 15 fig.
- WEBERLING, F. (1981). Morphologie der Blüten und der Blütenstände.  
Ulmer, Stuttgart: 391 p., 193 fig.
- WELWITSCH, F. (1859). Apontamentos phytogeographicos sobre a flora da provincia de Angola na Africa equinocial servindo de relatorio preliminar acerca da exploração botanica da mesma provincia.  
Ann. Cons. Ultramar. 1: 527-592.
- (1869). Sertum angolense.  
Trans. Linn. Soc. 27: 1-94, 25 t.
- WILLE, F. (1926). Beiträge zur Anatomie des Cyperaceenrhizoms.  
Beih. Bot. Centralbl. 43(1): 267-309, t. 4-7.
- WILSON, K.L. (1980). Notes on some Australian species of Cyperaceae.  
Telopea 1: 457-467, pl. 26-27.
- (1981a). A synopsis of the genus Scirpus s.l. (Cyperaceae) in Australia.  
Telopea 2: 153-172.
- (1981b). Revision of the genus Mesomelaena (Cyperaceae).  
Telopea 2: 181-195, 6 fig.
- (1983a). Publication of superfluous names.  
Taxon 32: 644-645.
- (1983b). Cyperaceae, in: MORLEY, B.D. & TOELKEN, H.R., Flowering plants in Australia.  
Rigby, Adelaide: 364-368, fig. 216.
- WULFF, H.D. (1939). Die Pollenentwicklung der Juncaceen nebst einer Auswertung der embryologischen Befunde hinsichtlich einer Verwandtschaft zwischen Juncaceen und Cyperaceen.  
Jahrb. Wiss. Bot. 87: 533-556.
- ZIMMERMANN, W. (1959). Die Phylogenie der Pflanzen.  
Fischer, Stuttgart: XXIV + 777 p., 331 fig.



## 12. INDEX NOMINUM GENERICORUM (CYPERACEARUM)

Het lag oorspronkelijk in mijn bedoeling om hier een geannoteerde bibliografische referentielijst te produceren van alle voor (niet-fossiele) Cyperaceae gepubliceerde genusnamen, in alfabetische volgorde, geïnspireerd door en vooral bedoeld om aan de wat gebrekkige behandeling in FARR c.s. (1979 & 1986) de nodige addenda en corrigenda toe te voegen. Reeds tijdens de eerste stadia bleek dat de controle van deze talrijke referenties en het opzoeken van de frekwent voorkomende maar nog niet gesignaleerde lectotypifika-ties veel meer tijd en bibliotheekbezoek zou vergen dan toen beschikbaar was. We houden daarom dit projekt in reserve voor later, omdat het me wenselijk lijkt om bij die gelegenheid een zo compleet mogelijke lijst voor te stellen, in plaats van enkele reeksen disperse korrekties.

Wat hier dan volgt, is een volledige lijst van alle voor Cyperaceae gepubliceerde namen van genera en een aantal schijnbaar generische namen (uninomi-na), met hun auteur(s), en de voornaamste pagina('s) waar ze in dit werk worden besproken (zie ook de resp. tribusbesprekingen in hoofdstuk 7B en 8!). Namen in vetjes zijn -in sommige gevallen voorlopig- als korrekte namen van genera aanvaard, bij de andere namen wordt aangegeven waar ze in de synonymie zijn opgenomen (indien bekend, zoniet: ?).

Orthografische varianten en spellingsfouten zijn hier niet opgenomen, voor een behandeling daarvan wordt verwezen naar AIRY SHAW (1973).

Abildgaardia Vahl . . . . .	403, 407, 424, <u>425</u>
Acorellus Palla (= Cyperus). . . . .	533
Acriulus Ridley (= Scleria). . . . .	995
Acrocarpus Nees (= Lagenocarpus) . . . . .	921
Acrolepis Schrader (= Ficinia) . . . . .	449, <u>450</u>
Actaeogeton "Reichenbach" (= Schoenoplectus) . . . . .	1092
Actinoschoenus Benth. . . . .	661
Actinoscirpus (Ohwi) Haines & Lye (= Hymenochaeta) . . . . .	<u>359</u> , 1092
Adamantogeton Schrader ex Nees (= Lagenocarpus). . . . .	1092
Adupla Bosc (= Mariscus) . . . . .	546
Afrotrilepis (Gilly) Raynal . . . . .	105, 957, <u>963</u>
Agastachys Ehrhart (= Carex) . . . . .	1092
Agistron Rafinesque (= Uncinia). . . . .	1059
Aglaia Allamand (= ?). . . . .	1097
Agylla Philippi (= Machaerina) . . . . .	861
Albikia J.S. Presl & K.B. Presl (= Hypolytrum) . . . . .	239

Aliniella J. Raynal (= Alinula) . . . . .	577
Alinula J. Raynal . . . . .	<u>577</u> , 620
Ammorrhiza Ehrhart (= Carex) . . . . .	1092
Amphiscirpus Oteng-Yeboah (= Phylloscirpus) . . . . .	<u>327</u> , 331
Androcoma Nees (= ?) . . . . .	305, <u>1097</u>
Androtrichum (Brongniart) Brongniart . . . . .	305, 502, <u>503</u>
Anerma Schrader ex Nees (= Scleria) . . . . .	1092
Anithista Rafinesque (= Carex) . . . . .	1066
Anogyna Nees (= Lagenocarpus) . . . . .	921
Anosporum Nees (= Cyperus) . . . . .	493, <u>519</u>
Anthophyllum Steudel (= Desmoschoenus) . . . . .	473
Antrolepis Welwitsch (= Ascolepis) . . . . .	1092
Apartea Pellegrin (= Mapania) . . . . .	247
Aplostemon Rafinesque (= ?) . . . . .	1097
Archaeocarex Börner (= Schoenoxiphium) . . . . .	1048
Arthrostylis R. Brown . . . . .	655
Ascolepis Nees ex Steudel . . . . .	42, 583, <u>585</u> , 630
Ascopholis C.E.C. Fischer . . . . .	573
Asterochaete Nees (= Carpha) . . . . .	<u>759</u> , 768
Asteroschoenus Nees (= Rhynchospora) . . . . .	679
Atomostylis Steudel (= Cyperus) . . . . .	519
Atomostylos Steudel (= Cyperus) . . . . .	1093
Aulacorhynchus Nees (= Tetraria) . . . . .	777
Baeochortus Ehrhart (= Carex) . . . . .	1092
Baeothryon Ehrhart (= Eleocharis) . . . . .	1092
Baeothryon Ehrhart ex A.G. Dietrich . . . . .	111, 114, 309, <u>333</u>
Baumea Gaudichaud . . . . .	861, 878, <u>879</u> , 903
Becquerelia Brongniart . . . . .	41, <u>1007</u> , 1025
Beera P. Beauvois ex Lestiboudois (= Hypolytrum) . . . . .	239
Bisboeckelera O. Kuntze . . . . .	<u>1027</u> , 1039
Bitteria Börner (= Carex) . . . . .	1066
Blepharolepis Nees (= ?) . . . . .	1097
Blysmocarex Ivanova (= Kobresia) . . . . .	<u>1049</u> , 1053, 1093
Blysmopsis Oteng-Yeboah (Blysmus) . . . . .	<u>641</u> , 649
Blysmoschoenus Palla (= ?) . . . . .	1097
Blysmus Panzer ex J.A. Schultes . . . . .	641
Bobartella Gaertner (= ?) . . . . .	1097
Bobartia Linnaeus (Iridaceae!) . . . . .	1097, <u>1102</u>
Boeckeleria T. Durand (= Tetraria) . . . . .	777
Bolboschoenus (Ascherson) Palla . . . . .	<u>353</u> , 361
Borabora Steudel (= Mariscus) . . . . .	546
Buekia Nees (= Neesenbeckia) . . . . .	780
Bulbostylis Kunth . . . . .	60, 61, <u>419</u> , 427
Bulbostylis C. Steven (= Eleocharis) . . . . .	380
Calisto Néraud ex Gaudichaud (= Gaimardia, Restionaceae) . . . . .	1102
Callistachys Heuffel (= Carex) . . . . .	1066
Calyptrocarya Nees . . . . .	41, 43, 1007, 1030, <u>1031</u>
Calyptrolepis Steudel (= Rhynchospora) . . . . .	680
Calyptrostylis Nees (= Rhynchospora) . . . . .	679
Campylostachys E. Meyer (= Fimbristylis) . . . . .	1089

Capitularia Valckenier Suringar (= Capitularina)	267
Capitularina Kern	267
Carex Linnaeus	1065
Caricella Ehrhart (= Carex)	1092
Caricina St. Lager (= Carex)	1098
Caricinella St. Lager (= Carex)	1098
Carpha Banks & Solander ex R. Brown	739, 759, 774
Catagyna P. Beauvois ex Lestiboudois (= Scleria)	985
Caustis R. Brown	847, 849
Cephalocarpus Nees	945, 947
Cephaloschoenus Nees (= Rhynchospora)	679
Cephaloscirpus Kurz (= Mapania)	247
Ceratoschoenus Nees (= Rhynchospora)	679
Chaetocyperus Nees (= Eleocharis)	380
Chaetospora R. Brown (= Schoenus)	705
Chaetospora "Kunth" (= Schoenus)	1093
Chamaegyne Suessenguth (= Eleocharis)	380, 384, 388
Chamaeschoenus Ehrhart (= Isolepis)	1092
Chamaexiphium Hochst. (= ?)	1098
Chamaexyphium Hochst. ex Steud. (= ?)	451, 1098
Chapelliera Nees (= Baumea)	861, 879
Chillania Roivanen (= Eleocharis)	381, 385, 388
Chionanthula Börner (= Carex)	1066
Chionoglochin Gandoger (= Carex)	1098
Chlorocharis Rikli (= Eleocharis)	380
Chlorocyperus Rikli (= Cyperus)	507, 508
Chondrachne R. Brown (= Lepironia)	277
Chondrolomia Nees (= Scleria)	985
Chordorrhiza Ehrhart (= Carex)	1092
Choricarpha Böckeler (= Lepironia)	277
Chorizandra R. Brown	273, 281
Chrysitrix Linnaeus	17, 287
Cladium P. Browne	545, 859, 867
Cladotheca Steudel (= Lagenocarpus)	1093
Clavula Dumortier (= Eleocharis)	380
Cleistocalyx Steudel (= Rhynchospora)	1093
Coleachyron J. Gay ex Boissier (= Carex)	1093
Coleochloa Gilly	957, 969
Comostemum Nees (= Androtrichum)	503
Costularia Clarke	790, 793, 813
Courtoisia Nees (= Courtoisina)	539
Courtoisina Sojak	81, 539, 548
Crepidocarpus Klotzsch ex Böckeler (= Oxycaryum)	491, 1093
Crosslandia W.V. Fitzgerald	60, 413
Cryptangium Schrader ex Nees (= Lagenocarpus)	921
Cryptoglochin Heuffel (= Carex)	1066
Cryptopodium Schrader ex Nees (= Scleria)	1093
Cyathochaeta Nees	745, 759
Cyathocoma Nees	745, 778, 799
Cyclocampe "Bentham & Hooker f." (= Costularia)	1093
Cyclocampe Steudel (= Schoenus)	705
Cylindrolepis Böckeler (= Mariscus)	546

Cylindropus Nees (= Scleria) . . . . .	985
Cymophyllus Mackenzie . . . . .	1089
Cyperoides Séguier (= Carex) . . . . .	1065
Cyperus Linnaeus . . . . .	81, <u>507</u> , 547, 553, 609
Cyprolepis Steudel (= Kyllinga) . . . . .	1093
Dapedostachys Börner (= Carex) . . . . .	1066
Daphnanthe Schrader ex Nees (= Calyptrocarya) . . . . .	1093
Decalepis Böckeler (= Tetraria) . . . . .	777
Desmiograstis Börner (= Carex) . . . . .	1066
Desmoschoenus J.D. Hooker . . . . .	473
Deweya Rafinesque (= Carex) . . . . .	1066
Diaphora Loureiro (= Scleria) . . . . .	985
Dichismus Rafinesque (= ?) . . . . .	1098
Dichostylis P. Beauv. ex Lestiboudois (= Fimbristylis) . . . . .	403, 549, <u>589</u>
Dichromena A. Michaux (= Rhynchospora) . . . . .	680
Diclidium Schrader ex Nees (= Torulinium) . . . . .	555
Didymia Philippi (= Mariscus) . . . . .	546
Didymiandrum Gilly . . . . .	933
Didymonema K.B. Presl (= Gahnia) . . . . .	823
Diemisa Rafinesque (= Carex) . . . . .	1066
Diplacrum R. Brown . . . . .	41, 1013, <u>1015</u>
Diplarinus Rafinesque (= ?) . . . . .	1098
Diplasia L.C. Richard . . . . .	261
Diplocarex Hayata (= Carex) . . . . .	1066
Diplochaete Nees (= Rhynchospora) . . . . .	679
Diploscyphus Liebmann (= Scleria) . . . . .	985
Discopodium Steudel (= Tricostularia) . . . . .	905
Distimus Rafinesque (= Pycnus) . . . . .	595
Dornera Heuffel ex Schur (= Carex) . . . . .	<u>1066</u> , 1093
Drymeia Ehrhart (= Carex) . . . . .	1092
Dulichium L.C. Richard . . . . .	118, <u>635</u> , 649
Durandia Böckeler (= Xiphidium, Haemodoraceae) . . . . .	1102
Duvaljouvea Palla (= Cyperus) . . . . .	<u>533</u> , 1093
Duvaljouvea Palla ex Palla (= Cyperus) . . . . .	533
Echinochlaena Börner (= Carex) . . . . .	1066
Echinolytrum Desvaux (= Fimbristylis) . . . . .	<u>403</u> , 589
Echinoschoenus Nees (= Rhynchospora) . . . . .	679
Ecklonea Steudel (= Trianoptiles) . . . . .	769
Edritria Rafinesque (= Carex) . . . . .	1066
Egleria Eiten . . . . .	389
Eleocharis R. Brown . . . . .	60, 75, <u>379</u> , 391, 396
Eleogenus Nees (= Eleocharis) . . . . .	380
Eleogiton Link. . . . .	467
Elyna Schrader (= Kobresia) . . . . .	1047
Elynanthus P. Beauvois ex Lestiboudois (= ?) . . . . .	<u>777</u> , 1098
Elynanthus "Nees" (= Tetraria) . . . . .	<u>775</u> , 1093
Elytrospermum C.A. Meyer (= Schoenoplectus) . . . . .	365
Ephippiorhynchium Nees (= Rhynchospora) . . . . .	679
Epiandria Presl (= Gahnia) . . . . .	<u>823</u> , 1099
Epiphystis Trinius (= Torulinium) . . . . .	555
Epischoenus C.B. Clarke . . . . .	779, <u>809</u>

Eriochaeta Torrey ex Steudel (= Rhynchospora) . . . . .	.1093
Eriophorella Holub (= Baeothryon) . . . . .	335
Eriophoropsis Palla (= Eriophorum) . . . . .	309, <u>315</u>
Eriophorum Linnaeus . . . . .	<u>309</u> , 315, 317, 323
Erioscirpus Palla (= Eriophorum) . . . . .	309, <u>319</u>
Eriospora Hochstetter ex A. Richard (= Coleochloa) . . . . .	969
Euphrosine Allamand (= ?) . . . . .	.1099
Eurostorchiza Steudel (= Caustis) . . . . .	849
Evandra R. Brown . . . . .	<u>843</u> , 857
Everardia Ridley . . . . .	933, <u>939</u> , 950
Exocarya Benthams . . . . .	235
Exochogyne C.B. Clarke . . . . .	.21, <u>935</u>
Facolos Rafinesque (= Carex) . . . . .	.1066
Ficinia Schrader . . . . .	449
Fimbristylis Vahl . . . . .	<u>403</u> , 409, 412, 421, 424, 427
Fintelmannia Kunth (= Trilepis) . . . . .	957
Forexeta Rafinesque (= Carex) . . . . .	.1066
Froelichia Wulfen ex Roemer & Schultes (= Kobresia) . . . . .	.1047
Fuirena Rottboell . . . . .	345
Fusarina Rafinesque (= Uncinia) . . . . .	.1059
Gahnia J.R. & J.G.A. Forster . . . . .	780, <u>823</u> , 837, 841, 847, 857
Galilea Parlatores (= Cyperus) . . . . .	527
Genersichia Heuffel (= Carex) . . . . .	.1066
Gussonea J.S. & K.B. Presl (= Fimbristylis) . . . . .	.1099
Gymnochaeta Steudel (= Schoenus) . . . . .	705
Gymnochaete "Benthams & Hooker f." (= Schoenus) . . . . .	.1094
Gymnoschoenus Nees . . . . .	<u>727</u> , 733, 738
Haloschoenus Nees (= Rhynchospora) . . . . .	679
Halostemma Wallich ex Benthams (= Mapania) . . . . .	.1094
Haplostylis Nees (= Rhynchospora) . . . . .	679
Hedychloe Rafinesque (= Kyllinga) . . . . .	605
Heleocharis R.Br. emend. Lestiboudois (= Eleocharis) . . . . .	379
Heleogiton J.A. Schultes (= Schoenoplectus) . . . . .	365
Heleonastes Ehrhart (= Carex) . . . . .	.1092
Heleophila "J.A. Schultes" (= Schoenoplectus) . . . . .	<u>365</u> , 1094
Heleophylax P. Beauvois ex Lestiboudois (= Schoenoplectus) . . . . .	365
Hellmuthia Steudel (= Hellmuthia) . . . . .	.1094
Hellmuthia Steudel ex Steudel . . . . .	.31, <u>283</u>
Helonema Suessenguth (= Eleocharis) . . . . .	<u>380</u> , 386, 388
Helothrix Nees (= Schoenus) . . . . .	<u>706</u> , 726, 915
Hemicarex Benthams (= Schoenoxiphium) . . . . .	.1048
Hemicarpha Nees (= Lipocarpha) . . . . .	<u>623</u> , 630, 631
Hemichlaena Schrader (= Ficinia) . . . . .	449, <u>450</u>
Heuffelia Opiz (= Carex) . . . . .	.1066
Hexalepis Böckeler (= Gahnia) . . . . .	823
Holmia Börner (= Kobresia) . . . . .	.1048
Holoschoenus Link (= Scirpoides) . . . . .	499
Homalostachys Böckeler (= Carex) . . . . .	.1066
Hoppia Nees (= Bisboeckelera) . . . . .	.1027
Hydroschoenus Zollinger & Moritzi (= Cyperus) . . . . .	519
Hygrocharis Nees (= Rhynchospora) . . . . .	679

Hymenochaeta P. Beauvois ex Lestiboudois . . . . .	355, 365
Hymenolytrum Schrader ex Nees (= Scleria) . . . . .	983
Hypaelyptum Vahl (= Lipocarpa) . . . . .	239, <u>615</u>
Hypolepis P. Beauvois ex Lestiboudois (= Ficinia) . . . . .	449, <u>450</u>
Hypolytrum L.C. Richard . . . . .	<u>239</u> , 246, 265
Hypophialium Nees (= Ficinia) . . . . .	1094
Hypoporum Nees (= Scleria) . . . . .	983
Ideleria Kunth (= Cyathocoma) . . . . .	779
Indocourtoisia Raizada & Bennet (= Courtoisina) . . . . .	539
Iria (L.C. Richard) R.A. Hedwig (= Abildgaardia) . . . . .	425
Isolepis R. Brown . . . . .	367, 495, 497, <u>461</u> , 467, 469, 470, 471
Isoschoenus Nees (= Schoenus) . . . . .	705
Itheta Rafinesque (= Carex) . . . . .	1066
Juncellus (Grisebach) C.B. Clarke (= Cyperus) . . . . .	533
Kleistrocalyx Steudel (= Rhynchospora) . . . . .	1094
Kobresia Willdenow . . . . .	<u>1045</u> , 1057
Kolerma Rafinesque (= Carex) . . . . .	1066
Kuekenenthalia Börner (= Carex) . . . . .	1066
Kyllinga Rottboell . . . . .	601, 603, 604, <u>605</u>
Kyllingiella Haines & Lye . . . . .	495
Lagenocarpus Nees . . . . .	921
Lampocarya R. Brown (= Gahnia) . . . . .	<u>823</u> , 833
Lamprochlaenia Börner (= Carex) . . . . .	1066
Langevinia Jacques-Félix (= Mapania) . . . . .	247
Leiophyllum Ehrhart (= Blysmus) . . . . .	1092
Leiophyllum Ehrhart ex House (= Blysmus) . . . . .	641
Lepidosperma Labillardière . . . . .	<u>891</u> , 915
Lepidospora "F. von Mueller" (= Schoenus) . . . . .	1094
Lepironia L.C. Richard . . . . .	273, <u>277</u>
Lepisia K.B. Presl (= Tetraria) . . . . .	777
Lepistachya Zippelius ex Kurz (= Mapania) . . . . .	1094
Lepistachya Zippelius ex Miquel (= Mapania) . . . . .	1094
Leptolepis Böckeler (= ?) . . . . .	641, <u>1099</u>
Leptoschoenus Nees (= Rhynchospora) . . . . .	679
Leptostachys Ehrhart (= Carex) . . . . .	1066, <u>1092</u>
Leptovignea Börner (= Carex) . . . . .	1066
Lerisca Schlechtendal (Lagenocarpus) . . . . .	921
Leucocoma Ehrhart ex Rydberg (= Baeothryon) . . . . .	335
Leucoma Ehrhart (= Baeothryon) . . . . .	<u>335</u> , <u>1092</u>
Leucoglochin Heuffel (= Carex) . . . . .	1066
Limivasculum Börner (= Carex) . . . . .	1066
Limnocharis "Kunth" (= Eleocharis) . . . . .	1099
Limnochloa P. Beauvois ex Lestiboudois (= Eleocharis) . . . . .	380
Limonaetes Ehrhart (= Carex) . . . . .	1092
Linagrostis Guettard (= Eriophorum) . . . . .	1099
Linagrostis A. Michaux ex Scopoli (= Eriophorum) . . . . .	1099
Linagrostis Zinn (= Eriophorum) . . . . .	1099
Lipocarpa R. Brown . . . . .	239, 579, 614, <u>615</u> , 627, 630, 631, 632
Lonchostylis Torrey (= Rhynchospora) . . . . .	1100

## 12. Index

Loncoperis Rafinesque (= Carex)	. . . . .	1066
Lophocarpus Böckeler (= Schoenus)	. . . . .	705
Lophoschoenus Stapf (= Costularia)	. . . . .	<u>813</u> , 815
Loxanisa Rafinesque (= Carex)	. . . . .	1066
Loxotrema Rafinesque (= Carex)	. . . . .	1066
Lyprolepis Steudel (= Kyllinga)	. . . . .	605
Machaerina Vahl	. . . . .	837, 859, 867, <u>871</u> , 903
Macherina "Nees" (= ?)	. . . . .	1100
Macrochaetium Steudel (= Cyathocoma)	. . . . .	778
Macrolomia Schrader ex Nees (= Scleria)	. . . . .	985
Malacochaete Nees (= Schoenoplectus)	. . . . .	365
Manochlaenia Börner (= Carex)	. . . . .	1066
Mapania Aublet	. . . . .	242, <u>247</u> , 257, 261
Mapaniopsis C.B. Clarke	. . . . .	259
Mariscopsis Chermeson (= Queenslandiella)	. . . . .	601
Marisculus Goetghebeur (= Alinula)	. . . . .	577
Mariscus Gaertner (= ?)	. . . . .	<u>545</u> , 1100
Mariscus Scopoli (= Cladium)	. . . . .	<u>545</u> , <u>859</u>
Mariscus Vahl	. . . . .	543, 544, <u>545</u> , 565
Mastigoscleria Nees (= Scleria)	. . . . .	985
Maukschia Heuffel (= Carex)	. . . . .	1066
Megadenus Rafinesque (= Eleocharis)	. . . . .	380
Megarrhena Schrader ex Nees (= Androtrichum)	. . . . .	1094
Melachne Schrader ex J.A. & J.H. Schultes (= Gahnia)	. . . . .	823
Melanocranis Vahl (= Ficinia)	. . . . .	449, <u>450</u>
Melanoschoenus Séguier (= Schoenus)	. . . . .	705
Meltrema Rafinesque (= Carex)	. . . . .	1066
Mesomelaena Nees	. . . . .	<u>733</u> , 739
Microchaeta Reichenbach (= Rhynchospora)	. . . . .	1100
Microdracoides Hua	. . . . .	975
Microlepis Schrader ex Nees (= Lagenocarpus)	. . . . .	1094
Micropapyrus Suessenguth (= Rhynchospora)	. . . . .	682
Microschoenus C.B. Clarke (= Schoenus)	. . . . .	705
Miegia Schreber (= Remirea)	. . . . .	561
Mischospora Böckeler (= Fimbristylis)	. . . . .	403
Mitrocarpa Torrey ex Steudel (= Eleocharis)	. . . . .	1094
Mitrospora Nees (= Rhynchospora)	. . . . .	679
Monandrus Vorster	. . . . .	<u>548</u> , <u>589</u> , 1094
Morelotia Gaudichaud	. . . . .	833
Morisia Nees (= Rhynchospora)	. . . . .	679
Neesenbeckia Levyns	. . . . .	780, <u>803</u>
Neilrichia "Kotula" (= Carex)	. . . . .	1094
Nelmesia Van der Veken	. . . . .	439
Nemocharis Beurling (= Scirpus)	. . . . .	301
Nemum Desvaux ex Hamilton	. . . . .	<u>18</u> , <u>433</u>
Neolophocarpus E.G. Camus (= Schoenus)	. . . . .	705
Neosenaea K. Schumann ex Pfeiffer (= Lagenocarpus)	. . . . .	1095
Neskiza Rafinesque (= Carex)	. . . . .	1066
Nomochloa P. Beauvois ex Lestiboudois (= Blysmus)	. . . . .	641
Nomochloa "Nees" (= Pleurostachys)	. . . . .	<u>693</u> , 1095
Olamblis Rafinesque (= Carex)	. . . . .	1066
Olotrema Rafinesque (= Carex)	. . . . .	1066

Omoscleria Nees (= Scleria)	985
Oncostylis Martius ex Nees (= Bulbostylis)	419
Onkerma Rafinesque (= Carex)	1066
Opetiola Gaertner (= Mariscus)	546
Ophrydium Schrader ex Nees (= Scleria)	1095
Ophryoscleria Nees (= Scleria)	983
Oreobolus R. Brown	751
Oreograstis K. Schumann (= Carpha)	759, 768
Orobium Schrader ex Nees (= Lagenocarpus)	1095
Osculisa Rafinesque (= Carex)	1066
Oxycaryum Nees	80, 491, 519
Pachymitra Nees (= Rhynchospora)	1095
Pandanophyllum Hasskarl (= Mapania)	247
Papyrus Willdenow (= Cyperus)	508
Paramapania Uittien	255
Pentasticha Turczanimow (= Fuirena)	345
Phacellanthus Steudel (= Gahnia)	1095
Phaenopyrum Schrader ex Nees (= Lagenocarpus)	1095
Phaeocephalum Ehrhart (= Rhynchospora)	1092
Phaeocephalum Ehrhart ex House (= Rhynchospora)	680
Phaeolorum Ehrhart (= Carex)	1092
Phragmites Allamand (= ?)	1100
Phylloscirpus C.B. Clarke	327
Phylloscirpus (Döll) Börner (= Scirpus)	301
Phyllostachys Torrey (= Carex)	1100
Physiglochis Necker (= ?)	1092
Physiglochis Necker ex Rafinesque (= Carex)	1066
Platylepis Kunth (= Ascolepis)	585
Pleurachne Schrader (= Ficinia)	449, 451
Pleuranthus Persoon (= Dulichium)	1095
Pleurostachys Brongniart	693
Plumaria Heister ex Fabricius (= Eriophorum)	309
Pogonostylis Bertoloni (= Fimbristylis)	403
Polyglochin Ehrhart (= Carex)	1092
Principina Uittien	245
Proteocarpus Börner (= Carex)	1066
Pseudocarex Miquel (= Carex)	1066
Pseudocyperus Steudel (= Fimbristylis)	1095
Pseudo-everardia Gilly (= Everardia)	939
Pseudolipocarpa Vorster (= Alinula)	577, 1095
Pseudomariscus Rauschert (= Courtoisina)	539
Pseudoschoenus (C.B. Clarke) Oteng-Yeboah	363
Psilocarya Torrey (= Rhynchospora)	679, 680
Psittacoschoenus Nees (= Gahnia)	823
Psyllophora Ehrhart (= Carex)	1092
Psyllophora Ehrhart ex Heuffel (= Carex)	1066
Ptacoseia Ehrhart (= Carex)	1092
Pterachne Schrader ex Nees (= Ascolepis)	1095
Pterochaete Arnott ex Böckeler (= Rhynchospora)	1095
Pterocyperus Opiz (= Cyperus)	1095
Pterogyne Schrader ex Nees (= Ascolepis)	1095
Pterolepis Schrader (= Schoenoplectus)	365
Pteroscleria Nees (= Diplacrum)	1015, 1025



Pterotheca K.B. Presl (= Rhynchospora) . . . . .	679
Pterygolepis Reichenbach (= Schoenoplectus) . . . . .	1100
Ptilanthelium Steudel . . . . .	733, 739
Ptilochaeta Nees (= Rhynchospora) . . . . .	680
Ptilosciadium Steudel (= Rhynchospora) . . . . .	680
Ptychocarya R. Brown ex Wallich (= Scirpodendron) . . . . .	223, 1095
Pycreus P. Beauvois . . . . .	595, 604
Queenslandiella Domin . . . . .	548, 601
x Raymondiella Boivin (= Rhynchospora) . . . . .	689
Raynalia Sojak (= Alinula) . . . . .	577
Reedia F. von Mueller . . . . .	839
Reigera Opiz (= Bolboschoenus) . . . . .	353, 1095
Remirea Aublet . . . . .	561
Rhaptocalymma Börner (= Carex) . . . . .	1066
Rhynchocladium Koyama . . . . .	861, 867
Rhynchopera Börner (= Carex) . . . . .	1066
Rhynchospora Vahl . . . . .	102, 679, 696
Rikliella J. Raynal (= Lipocarpa) . . . . .	14, 627
Schelhammeria Moench (= Carex) . . . . .	1065
Schizolepis Schrader ex Nees (= Scleria) . . . . .	985
Schoenidium Nees (= Ficinia) . . . . .	449, 451
Schoenodendron Engler (= Microdracoides) . . . . .	975
Schoenoplectus (Reichenbach) Palla. . . . .	60, 61, 299, 353, 357, 361, 364, 365, 461
Schoenopsis P. Beauvois ex Lestiboudois (= Tetraria) . . . . .	777
Schoenoxiphium Nees . . . . .	1047, 1053, 1055
Schoenus Linnaeus . . . . .	27, 61, 705, 757, 915
Scirpidium Nees (= Eleocharis) . . . . .	380
Scirpocyperus Michalet ex Montandon (= ?) . . . . .	1101
Scirpo-cyperus Séguier (= Scirpus) . . . . .	301
Scirpodendron Engler (= Microdracoides) . . . . .	975
Scirpodendron Zippelius ex Kurz . . . . .	13, 14, 223
Scirpoides Scheuchzer ex Séguier . . . . .	499
Scirpus Linnaeus . . . . .	299, 307, 309, 313
Scleria Bergius . . . . .	39, 40, 41, 983, 999, 1015
Sclerochaetium Nees (= Tetraria) . . . . .	777
Scuria "Rafinesque" (= Carex) . . . . .	1095
Seidlia Opiz (= Scirpus) . . . . .	301
Sickmannia Nees (= Ficinia) . . . . .	449, 451
Somphocarya Torrey ex Steudel (= Eleocharis) . . . . .	1096
Sorostachys Steudel (= Cyperus) . . . . .	1096
Sorostachys Steudel ex Steudel (= Cyperus) . . . . .	525
Spermodon P. Beauvois ex Lestiboudois (= Rhynchospora) . . . . .	679
Sphaerocyperus Lye . . . . .	565, 567
Sphaeromariscus E.G. Camus (= Mariscus) . . . . .	546
Sphaeropus Böckeler (= Diplacrum) . . . . .	1015, 1024, 1025
Sphaeroschoenus Arnott (= Rhynchospora) . . . . .	679
Stenophyllus Rafinesque (= Bulbostylis) . . . . .	419
Streblidia Link (= Schoenus) . . . . .	705
Sumatroscirpus Oteng-Yeboah . . . . .	325
Syntrinema Pfeiffer (= Rhynchospora) . . . . .	681
Syziganthus Steudel (= Gahnia) . . . . .	823

Taphrogiton (Reichenbach) Montandon (= Scirpus) . . . . .	301
Temnemis Rafinesque (= Carex) . . . . .	1066
Terobera Steudel (= Machaerina) . . . . .	1096
Terobera Steudel ex Steudel (= Machaerina) . . . . .	861
Tetralepis Steudel (= Cyathochaeta) . . . . .	745
Tetraria Beauvois . . . . .	<u>775</u> , 797, 807, 819
Tetrariopsis C.B. Clarke (= Tetraria) . . . . .	779, <u>795</u>
Thoracostachyum Kurz . . . . .	<u>231</u> , 250, 255, 261
Thryocephalon J.R. & J.G.A. Forster (= Kyllinga) . . . . .	605
Thysanocarex Börner (= Carex) . . . . .	1066
Tonduzia Böckeler ex Tonduz (= Xiphidium, Haemodoraceae) . . . . .	1102
Torreyia Rafinesque (= Pycneus) . . . . .	595
Torulinum Desvaux ex Hamilton . . . . .	555
Trachylomia Nees (= Scleria) . . . . .	985
Trachyrhynchium Nees (= Baumea) . . . . .	879
Trachystylis S.T. Blake . . . . .	673
Trasi P. Beauvois ex Lestiboudois (= ?) . . . . .	1101
Trasus S.F. Gray (= Carex) . . . . .	1066
Trentepohlia Böckeler (= Cyperus) . . . . .	<u>519</u> , 523
Trianoptiles Fenzl . . . . .	60, 759, <u>768</u> , <u>769</u>
Trichelostylis Lestiboudois (= Fimbristylis) . . . . .	403
Trichoballia K.B. Presl (= Tetraria) . . . . .	<u>777</u> , 1101
Trichochaeta Steudel (= Rhynchospora) . . . . .	679
Trichophorum Persoon (= Scirpus) . . . . .	<u>305</u> , 309, 333
Trichophyllum Ehrhart (= Eleocharis) . . . . .	1092
Trichophyllum Ehrhart ex House (= Eleocharis) . . . . .	380
Trichoschoenus J. Raynal . . . . .	669
Tricostularia Nees . . . . .	901, <u>903</u>
Trilepis Nees . . . . .	105, <u>957</u>
Triodon L.C. Richard (= Rhynchospora) . . . . .	1096
Triodus "Rafinesque" (= Carex) . . . . .	1096
Triplima Rafinesque (= Carex) . . . . .	1065
Tunga Roxburgh (= Lipocarpa) . . . . .	239, <u>615</u>
Tylocarya Nelmes (= Fimbristylis) . . . . .	409
Ulea C.B. Clarke ex Pfeiffer (= Exochogyne) . . . . .	1096
Ulea-Flos "C.B. Clarke ex Pfeiffer" (= Exochogyne) . . . . .	1096
Ulva Adanson (= Carex) . . . . .	1065
Uncinia Persoon . . . . .	1059
Ungeria Nees ex C.B. Clarke (= Cyperus) . . . . .	1096
Vaginararia Persoon (= Fuirena) . . . . .	345
Vauthiera A. Richard (= Lepidosperma) . . . . .	891
Vesicarex Steyermark (= Carex) . . . . .	1085
Vignantha Schur (= Carex) . . . . .	1066
Vignea P. Beauvois ex Lestiboudois (= Carex) . . . . .	<u>1065</u> , 1066, 1067, 1073
Vignidula Börner (= Carex) . . . . .	1066
Vincentia Gaudichaud (= Machaerina) . . . . .	861
Volkiella Merxmüller & Czech . . . . .	611
Websteria S.H. Wright . . . . .	393
Zosterospermon P. Beauvois ex Lestiboudois (= Rhynchospora) . . . . .	679

Rijksuniversiteit Gent  
Fakulteit van de Wetenschappen

---

Akademiejaar 1985-1986

Genera Cyperacearum

Een bijdrage tot de kennis van de morfologie, systematiek  
en fylogenese van de Cyperaceae-genera

Fotoatlas

door

Paul Goetghebeur

Proefschrift ingediend tot  
het behalen van de graad van  
Doctor in de Wetenschappen  
(groep Plantkunde)

Promotor: Prof. Dr. P. Van der Veken

Van deze atlas zijn twee exemplaren gemaakt, een bevindt zich in de bibliotheek van het Laboratorium voor Morfologie, Systematiek en Oekologie van de Planten, Rijksuniversiteit Gent, de andere bij de auteur.

